Darwin's Kreuzungsgesetz und die Grundlagen der Blütenbiologie

von

W. BURCK.

EINLEITUNG.

Bekanntlich hat Darwin, zuerst in einer kleinen Abhandlung „On the agency of bees in the fertilisation of Papilionaceous flowers"[1]) 1858 und ein Jahr später in seinem Werke „The Origin of Species „by means of natural selection" 1859, die Vermutung ausgesprochen, dass es ein allgemeines Naturgesetz sei „dass kein organisches Wesen sich eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch „durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag, „sondern dass gelegentliche, wenn auch oft „erst nach sehr langen Zeiträumen erfolgende „Kreuzung mit getrennten Individuen unerlässliche Bedingung für dauernde Forterhaltung sei."[2])

Dieser Satz hat später in der Blütenbiologie den Namen von „Darwin's Kreuzungsgesetz" oder auch, aber unrichtig, von „Gesetz von Knight-Darwin" erhalten.

Darwin ging dabei von einer Reihe von bekannten

1) Annals and Magazin of Nat. Hist. 3. Ser. Vol. 2. 1858 p. 461.
2) Sixth Edition. Chapt. IV. p. 76.

Tatsachen und eigenen Experimenten aus, die er im allgemeinen mit den Erfahrungen der Tier- und Pflanzenzüchter in Übereinstimming glaubte, und die darauf hinweisen, dass eine Kreuzung zwischen verschiedenen Varietäten oder zwischen den Individuen derselben Varietät aber von anderer Herkunft, den Nachkommen Kraft und Fruchtbarkeit giebt, während umgekehrt eine lange fortgesetzte Inzucht, die Kraft und Fruchtbarkeit vermindert.

Er brachte diese Tatsachen und Erfahrungen in Verbindung mit den Beobachtungen von Christian Conrad Sprengel in seinem berühmten Werke „Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen" (1793) über Blütenfarbe, Wohlgeruch, Nektarabsonderung, Saftdecke und Saftmale und mit dessen aus diesen Beobachtungen gefolgertem Schluss, dass aus der Struktur der Blumen hervorgeht, dass ihre Bestäubung durch Insektenmithülfe der Endzweck sei, auf welchen sich die ganze Einrichtung bezieht.

Darwin glaubte, dass Sprengel's Ergebnisse mit seinen eigenen Beobachtungen und den Erfahrungen der Züchter besser in Übereinstimming wären, wenn man annehmen dürfte, dass nicht die Befruchtung qua talis, sondern die Befruchtung einer Blüte mit dem Pollen einer anderen, also Kreuzbefruchtung als der Endzweck der Anpassungen von Blüten und Insekten aufzufassen wäre. Er glaubte also, dass die Struktur der Blumen im allgemeinen auf eine Kreuzung hinweist und sah darin eine Bestätigung seiner Vermutung über die Notwendigkeit der gelegentlichen Kreuzbefruchtung.

Darwin stellte sich bekanntlich vor, dass die Ausbildung der Artmerkmale von kleinen, individuellen durch die fluctuierende Variabilität hervorgerufenen Abweichungen ausgegangen ist, und dass solche Variationen in der Blüte, da sie zur Versicherung der Kreuzbefruchtung nützlich waren, unter der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl wäh-

rend Jahrtausenden in bestimmter Richtung sich vergrössert haben und zur Vollkommenheit gelangt sind.

Ausführlich hat er diese Gedanken weiter ausgearbeitet und in seinem oben genannten Werke „On the Origin of Species" seine Vorstellung der allmähligen Entstehung der Nektarien, Nektarblüten, Pollenblüten und eingeslechtlichen Blüten näher entwickelt [1]. Ausgehend von der vermutlichen Notwendigkeit der gelegentlichen Kreuzung als Arbeitshypothese, hat er sich nach der Veröffentlichung seiner „Origin of Species" jahrelang bemüht durch zahlreiche Beobachtungen und ausgebreitete Experimente für diese wichtige Frage die Belege zu finden.

Im Jahre 1862 veröffentlichte er seine bewundernswerte Arbeit „The various contrivances by which Orchids are fertilised by Insects", in welcher er zeigte, dass die Blüten der meisten dieser Pflanzen in ihrer Befruchtung von Insektenmithülfe abhängig sind. Im Jahre 1868 machte er in seiner Arbeit „The Variation of Animals and Plants under Domestication", die vorläufigen Resultate seiner umfangreichen Kreuzungsversuche bekannt, welche 8 Jahre später in „The Effects of Cross- and Self-fertilisation in the vegetable Kingdom", 1876, veröffentlicht wurden, während noch im Jahre 1877 eine andere Arbeit „The different Forms of Flowers on Plants of the same Species" erschien.

Sprengel's geniale Entdeckungen und gewissenhafte Untersuchungen und Darwin's wissenschaftliche Verwertung des Beobachtungsmaterials und seiner jahrelang fortgesetzten eigenen Untersuchungen und Experimente sind die Grundlagen der Blütenbiologie geworden, an deren Ausbau zahlreiche andere Forscher, unter denen besonders Hildebrand, Delpino, Severin Axell, Fritz Müller und Hermann Müller zu nennen sind, mitgearbeitet haben.

1) Darwin l. c. p. 73.

Unter dem Einfluss ihrer Arbeiten nimmt man jetzt allgemein an, dass nicht nur Blütenfarbe, Wohlgeruch, Nektarabsonderung, Saftdecke und Saftmale sich im Kampfe ums Dasein zum Anlocken der Blütenstaubüberträger entwickelt haben, sondern dass auch die meisten Blüten auf solche Weise eingerichtet sind, dass eine Kreuzbefruchtung gesichert, eine Selbstbestäubung möglichst vermieden wird.

Zwar ist die Anzahl Pflanzen getrennten Geschlechtes relativ nur eine sehr geringe, doch glaubt man allgemein mit den obengenannten Forschern annehmen zu dürfen, dass die sehr verbreitete **Dichogamie** oder ungleichzeitige Geschlechtsreife der beiden Sexualorgane, als eine besondere Einrichtung zur Kreuzung aufzufassen sei, die noch vor den **Diklinie** den grossen Vorteil voraus hat, dass alle Individuen Samen bilden können, während bei den diöcischen Pflanzen nur die Hälfte der Individuen zur Samenproduktion mithelfen kann. Weiter glaubt man bei vielen anderen Pflanzen eine spezielle Einrichtung zur Versicherung der Kreuzung darin erblicken zu müssen, dass bei denselben die Selbstbefruchtung mechanisch unmöglich ist, indem der eigene Pollen durch die gegenseitige Lage der Antheren und Narben in der Blüte verhindert wird mit der Narbe in Berührung zu kommen. Nach dem Vorgang von Severin Axell nennt man diese Einrichtung **Herkogamie.** Dann gibt es noch einige wenige Pflanzen, die mit dem eigenen Blütenstaub keine Frucht ansetzen **(Selbststerile Pflanzen)** und einige **dimorphe** und **trimorphe** Pflanzen die erst bei Befruchtung mit dem Pollen eines Individuums einer anderen Form zur vollständigen Samenproduktion kommen. Auch diese sind als spezielle Einrichtungen zur Versicherung der Kreuzung gedeutet.

Zweifel über die Richtigkeit dieser Anschauungen ist schon oft geäussert worden. Viele Botaniker, die sich mit blütenbiologischen Beobachtungen beschäftigen, haben erfahren, dass die Vorstellungen sehr oft mit den Beobachtungs-

tatsachen in Widerspruch sind, und bei manchem ist Zweifel entstanden über die hohe Bedeutung der Kreuzbefruchtung und über die Rolle, die den Insekten, Vögeln und anderen Tieren bei der Übertragung des Blütenstaubes von der einen Pflanze auf die andere zugeschrieben wird. So ist es auch mir gegangen. Vorher überzeugt von der vollkommenen Richtigkeit der Ansichten, dass durch die Blüteneinrichtung eine allgemeine Kreuzbefruchtung in hohem Masse versichert wird, hat diese Überzeugung allmählig abgenommen als meine Beobachtungen mich lehrten, dass die Selbstbefruchtung und die Befruchtung oder Kreuzung zwischen den Blüten derselben Pflanze eine sehr allgemeine Erscheinung ist und dass — möge denn auch durch die Insekten dann und wann, bei ihrem Übergang von der einen Pflanze auf eine andere eine Kreuzung zwischen diesen Individuen stattfinden — solch eine Kreuzung mit der Übertragung des Blütenstaubes von der einen Blüte auf die andere auf demselben Individuum, in keinem Verhältnis steht.

Weiter haben meine Beobachtungen an einer Anzahl von Pflanzen im botanischen Garten in Buitenzorg, die keine andere als kleistogame Blüten tragen, so dass bei diesen die Möglichkeit der Kreuzbefruchtung ausgeschlossen ist, Zweifel erregt über die Richtigkeit des Gesetzes der Notwendigkeit der gelegentlichen Kreuzung.

Ich möchte jetzt mein Bedenken gegen das angebliche Naturgesetz und gegen die Ansicht, dass die Struktur der Blumen im allgemeinen auf eine Versicherung der Kreuzung hinweist dem Urteil der Leser unterwerfen.

I.

Darwin's vergleichende Kulturversuche über die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreich.

Bei seinen ausführlichen vergleichenden Experimenten mit aus gekreuzten und aus selbst-befruchteten Samen erwachsenen Pflanzen, welche dazu dienen sollten, den Satz über die Notwendigkeit der Kreuzbefruchtung zu beweisen und den Vorteil, der für die Pflanzen in einer gegenseitigen Kreuzung gelegen ist, an den Tag zu fördern, ist bekanntlich Darwin zum Resultat gekommen, dass in den meisten Fällen seine gekreuzten Pflanzen die selbstbefruchteten an Grösse, Üppigkeit, Stärke und Fruchtbarkeit übertrafen, dass aber bei anderen Pflanzen die Kreuzung vor der Selbstbefruchtung keinen Vorzug hatte.

Zu den ersteren gehören: *Ipomoea purpurea*, *Mimulus luteus*, *Digitalis purpurea*, *Iberis umbellata*, *Dianthus caryophyllus*, *Petunia violacea*, *Viola tricolor*, *Cyclamen persicum*, *Anagallis collina*, *Lobelia ramosa* und viele anderen. Zu den letzteren: *Pisum sativum*, *Lathyrus odoratus*, *Canna Warscewiczi*, *Primula sinensis*, *Nicotiana Tabacum*, *Apium Petroselinum*, *Passiflora gracilis*, *Ononis minutissima*, *Adonis aestivalis*, *Hibiscus africanus*, *Vandellia nummularifolia*, eine weisse Varietät von *Mimulus luteus*, eine Varietät von *Ipomoea purpurea* und weiter noch einzelne Pflanzen, bei

welchen auf die Frage, ob sie von der Kreuzung Vorteil hatten durch den Versuch keine entscheidende Antwort gegeben werden konnte.

Bei der Überlegung der Ursachen des verschiedenen Verhältnisses seiner Versuchspflanzen der Kreuz- und Selbstbefruchtung gegenüber, glaubte Darwin, dass seine Beobachtungen und Versuchsergebnisse alle darauf hinwiesen, dass für die völlige Fruchtbarkeit der Eltern und die vollständige konstitutionelle Kraft der Nachkommen ein gewisser Grad von Differenzierung in den sexuellen Elementen notwendig sei.

Er glaubte, dass die Nachkommen aus einer Kreuzung nur dann einen Vorteil ziehen, wenn die gekreuzten Individuen während vorausgehender Generationen ungleichen äusseren Bedingungen ausgesetzt waren oder spontan variiert haben, und dass bei Kreuzung zweier Individuen, die längere Zeit unter denselben Bedingungen gelebt, oder sich eine grosse Zahl von Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung fortgepflanzt haben, die gekreuzten Pflanzen über die selbstbefruchteten keine Überlegenheit zeigen, weil die sexuellen Elemente eine gleiche Konstitution bekommen haben.

Man wird bemerken, dass wir jetzt — so viele Jahre später — über die Folgen einer Kreuzung zwischen Pflanzen, welche spontan variiert haben sowie über die notwendigen Bedingungen für den normalen Gang der Befruchtung ganz andere Ansichten gewonnen haben.

Seit Darwin die Ergebnisse seiner vergleichenden Versuche über die Wirkung der Kreuz- und Selbstbefruchtung in den obengenannten Satz zusammenfasste, hat die Kenntnis des Baues des Zellkerns Riesenfortschritte gemacht und haben die Ansichten über seine Bedeutung und über das Wesen der Befruchtung sich erheblich geändert.

Zwar hatte Darwin schon im Jahre 1868 in seiner

Pangenesis versucht die Erblichkeit zu erklären indem er annahm, dass die verschiedenen Eigenschaften der Organismen an materielle Träger gebunden sind und damit den Grund der Erblichkeitstheorie gelegt, doch wurde erst im Jahre 1884 durch Strasburger's und Oscar Hertwig's Untersuchungen klar gelegt, dass der Kern der Träger der erblichen Eigenschaften ist. Seitdem ist man mehr und mehr zu der Ansicht gekommen, dass alle Lebensäusserungen, alle Verrichtungen des Organismus vom Zellkerne ausgehen und von ihm geregelt und beherrscht werden, und dass die Befruchtung als eine Vereinigung der erblichen Eigenschaften der Eltern aufzufassen sei.

Es folgt daraus, dass man über Darwin's Kreuzungen mit einer Pflanze, die spontan variiert hat und oft in äusserlichen Merkmalen nicht unerheblich differierte z. B. eine rote Varietät von *Anagallis collina* mit einer blauen, eine weisse Varietät von *Mimulus luteus* mit der gelben, eine karmoisin-rote *Iberis umbellata* mit einer violetten u. s. w. eine andere Ansicht haben kann, weil man jetzt weiss, dass die äusserlichen Unterschiede auf Differenzen in der Zusamensetzung der Zellkerne hinweisen, welche auf den Befruchtungsvorgang und auf die Nachkommen und die von ihnen gebildeten Gameten nicht ohne Einfluss sind.

Was die Befruchtung betrifft wird jetzt aus guten Gründen allgemein angenommen, dass sie nur dann mit günstigem Erfolge stattfinden kann, das daraus entstandene Individuum nur dann über einen unverminderten Wuchs, Stärke und Fruchtbarkeit verfügt, wenn die beiden Eltern, statt in ihren sexuellen Elementen zu differieren, in allen essentiellen Eigenschaften mit einander übereinstimmen; [1])

1) Man vergleiche Hugo de Vries, Befruchtung und Bastardierung, Leipzig 1903.

d. h. dass die Vereinigung der elterlichen Kerne nur dann vollkommen normal ohne Störung verläuft, wenn die männlichen und weiblichen Chromosome, welche die Vorkerne des Keimkerns bilden, dieselbe Zahl von Eigenschaftsträgern enthalten. Die Lebenserscheinungen, die vegetativen Spaltungen z. B., weisen weiter darauf hin, dass die beiden elterlichen Vorkerne und ihre Chromosome sich nur in der Weise zusammenfügen, dass sie nicht nur während der Entwickelung des Keims, sondern auch während des ganzen Lebens des Individuums ihre vollkommene Individualität bewahren und dass sie unter gegenseitiger Zusammenwirkung die Lebensverrichtungen des Individuums beherrschen um sich erst bei der Entstehung der Befruchtungszellen: der Mutterzellen des Pollens und der Embryosäcke, wieder zu trennen. Alles scheint darauf hinzuweisen, dass das Individuum nur dann zur vollständigen Entfaltung aller seiner Eigenschaften gelangt, wenn alle Eigenschaftsträger, alle Merkmale der Species in den Zellkernen doppelt vertreten sind, die väterlichen und mütterlichen Vorkerne also in dieser Hinsicht gleich sind.

Die Erscheinungen, welche bei der Bastardbildung, zumal bei der Fortpflanzung der Mendel'schen Di- und Polyhybriden auftreten, lassen sich am besten durch die Annahme erklären, dass kurz vor der Trennung der männlichen und weiblichen Vorkerne um in den Geschlechtszellen die Pollenkörner und Eizellen zu bilden, eine innige Verschmelzung der bisher nur verbundenen Vorkerne statt findet. Man stellt sich vor, dass in diesem bivalenten- oder Zygochromosomen-Stadium, die Träger der gleichnamigen Eigenschaften der väterlichen und mütterlichen Chromosome in der nämlichen Reihenfolge angeordnet, einander im Kernfaden gegenüber liegen, und mit einander in Kontakt kommen und dass ein kleinerer oder grösserer Teil derselben gegen einander ausgewechselt werden, wodurch alle möglichen neuen Kombinationen väterlicher und mütterlicher Eigen-

schaften in den beiden Vorkernen auftreten. Bei der darauf folgenden Trennung und Bildung der Ei- und Pollenzellen erhalten diese also teils väterliche, teils mütterliche Eigenschaften.

Es ist leicht zu verstehen, dass auch dieser wichtige Vorgang des Austausches von gleichnamigen erblichen Eigenschaften nur unter der Bedingung, dass die Anzahl der erblichen Anlagen im väterlichen Vorkerne ganz genau mit der im mütterlichen übereinstimmt, so dass jede der Anlagen des einen in der Sexualzelle des anderen ihren Antagonisten findet, ohne Störung stattfinden kann.

Kurz, man hat jetzt gute Gründe anzunehmen, dass für die völlige Fruchtbarkeit der Eltern und für die Entfallung aller Eigenschaften der Nachkommen eine gleiche Konstitution der Sexualzellen die notwendige Bedingung ist, und dass bei der Bildung des Embyokerns, so wie im vegetativen Leben des Individuums und besonders bei der Bildung der Sexualzellen des letzteren, Störungen eintreten müssen, so bald die sexuellen Elemente der mit einander gekreuzten Individuen mehr oder weniger differieren.

Diese Vorstellung beruht grössenteils auf direkten Beobachtungen bei Kernstudien, auf der Erfahrung von Mendel bei seinen Kreuzungsversuchen und auf denjenigen von zahlreichen anderen Forschern, die sich mit Hybridisationsversuchen beschäftigt haben. Wir werden bald noch sehen, dass sie ein ganz neues und vortreffliches Licht wirft auf die verschiedenen schon lang bekannten Verhältnisse bei der Bastardierung und auf die Eigenschaften der Bastarde, die Kölreuter, Gärtner und andere Hybridologen uns haben kennen lehren.

Ich möchte jetzt versuchen klar zu legen, dass die neueren Einsichten über das Wesen der Befruchtung und der Bastardierung einen anderen Blick gestatten in Darwin's Kreuzungs- und Selbstbefruchtungsversuche und dass sie

im allgemeinen die Richtigkeit der neueren Anschauungen bestätigen und nur scheinbar damit im Gegensatze stehen.

Schon mehrmals hatte ich die Gelegenheit die Aufmerksamkeit auf eine besondere Kategorie von Pflanzen zu lenken, die sich von allen anderen dadurch unterscheiden, dass sie keine anderen als geschlossene Blüten tragen. Besonders findet man solche vollständig kleistogame Pflanzen ohne chasmogame Blüten in der tropischen Familie der *Anonaceen*, weiter noch unter den *Orchideen* und hier und da auch in anderen Pflanzenfamilien u. a. bei *Myrmecodia tuberosa*, eine *Rubiacee*.

In einigen Gattungen ist die Kleistogamie nicht nur eine sehr verbreitete Erscheinung, sondern man trifft zumal unter den *Anonaceen* Gattungen an, deren Arten alle ohne Ausnahme kleistogam sind: *Goniothalamus*, *Artabotrys*, oder wo wenigstens die Arten einer Untergattung alle geschlossene Blüten tragen: *Unona*, *Anona* u. s. w. Etwas Ähnliches findet man auch in Europa u. a. in der Gattung *Viola*, wo alle Arten, die der Section *Momimium* angehören, nur mit einer einzigen Ausnahme, *Viola tricolor*, kleistogame Blüten hervorbringen, mit dem Unterschiede aber, dass in dieser Gattung ausserhalb der geschlossenen Blüten an derselben Pflanze auch noch einige offene oder chasmogame Blüten gefunden werden. Die nur kleistogame Blüten tragenden *Goniothalamus* oder *Artabotrys*-Arten, die über einen grossen Teil der Welt verbreitet sind, geben zur Annahme, dass die Kleistogamie bei ihnen ein ererbtes Merkmal von uraltem Datum sei, Veranlassung. Sie führen uns zu der Vorstellung, dass alle Arten aus diesen formenreichen Gattungen, dieses Merkmal einer ursprünglichen kleistogamen Stammform entlehnen, woraus also abgeleitet werden muss, dass diese Pflanzen während ganz unberechenbarer Zeiten, sich nur durch Selbstbefruchtung haben fortpflanzen müs-

sen, ohne dass jemals eine Kreuzung stattgefunden hat.

In meiner Abhandlung „die Mutation als Ursache der Kleistogamie"[1]), habe ich bei der Beantwortung der Frage, welche Bedeutung bei anderen kleistogamen Pflanzen, der chasmogamen Blüte beizulegen sei, ausführlich still gestanden. Man weiss, dass Darwin glaubte, dass die offene Blüte für die Art von grosser Bedeutung ist, weil sie eine Kreuzbefruchtung ermöglicht und man aus Analogie schliessen darf, dass dadurch die Art dann und wann erstärkt werden kann. Ich wies darauf hin, dass Darwin dabei von zwei Voraussetzungen ausging, erstens von dieser, dass die chasmogame Blüte gekreuzte Samen hervorbringt und zweitens von der, dass auch kleistogame Pflanzen aus einer Kreuzbefruchtung einen Vorteil ziehen können und bezweifelte die Richtigkeit dieser beiden Voraussetzungen. Mit einer Anzahl von Beispielen wurde gezeigt, dass die chasmogame Blüte kleistogamer Pflanzen selbstbefruchtete Samen hervorbringt. Viele befruchten sich schon vor der Entfaltung der Krone, andere nachdem die Blüte sich geöffnet hat. Dann wurde noch gezeigt, dass aus Darwin's Experimenten mit aus gekreuzten und aus kleistogamen Samen kultivierten Pflanzen von *Ononis minutissima* und *Vandellia nummularifolia*[2]) keineswegs hervorgegangen sei, dass die gekreuzten Pflanzen den aus kleistogamen Samen erwachsenen überlegen waren und schliesslich noch ausführlich der Satz erläutert, dass kleistogame Pflanzen aus der Kreuzung keinen Vorteil ziehen können, weil dies mit der Bedeutung der Kleistogamie im Widerstreit ist.

Diesen Satz will ich nun in Zusammenhang mit Darwin's Kreuzungsversuchen noch von einer anderen Seite betrachten.

Stellen wir uns vor, dass es möglich wäre einen solchen

1) Recueil des Travaux botaniques Néerlandais Tome II p. 37.
2) l. c. pag. 102—106.

Blick in den Zellkern einer kleistogamen Anonacee zu werfen, dass wir ihn in seinen feinsten Einzelheiten durchsehen und alle materiellen Träger der Eigenschaften darin beobachten könnten, dann würden wir darin gewiss nur wenig differierende Vorkerne antreffen. Ja, die Möglichkeit ist nicht undenkbar, dass ihre väterlichen und mütterlichen Chromosome von gleicher Zusammensetzung sind. Da die Kleistogamie keine ursprüngliche Eigenschaft ist und die Pflanze — sei es auch vor vielen Jahrtausenden — aus einer Chasmogamen hervorgegangen ist, ist es nicht unmöglich, dass sie, vor dem Blütenschluss, keine gametenreine Pflanze war.

Sie kann eine Mendelsche Hybride gewesen sein und nach Tausenden von Generationen den hybriden Charakter beibehalten haben.

Die Möglichkeit ist auch nicht ausgeschlossen, dass sie aus einer Kreuzung zweier Individuen, welche verschiedenen elementären Arten angehörten, hervorgegangen ist und also vor dem Blütenschluss eine konstante Bastardrasse war und auch jetzt noch ist.

Sie kann ihre Entstehung auch einer Befruchtung zweier Individuen derselben elementären Art zu danken haben. In diesem Falle sind die Differenzen zwischen den Chromosomen der Pollen- und Eizelle auf die vor dem Blütenschluss vor der Lebenslage bedingten, individuellen Unterschiede beschränkt. Schliesslich aber kann die kleistogame Pflanze eine fortwährend und regelmässig sich selbst befruchtende Stammmutter gehabt haben. Erwägen wir, was in dem folgenden Abschnitt noch gezeigt werden wird, dass die Selbstbefruchtung, mit oder ohne Insektenbeihülfe, eine ganz allgemein verbreitete Erscheinung ist, und berücksichtigen wir dabei noch, dass besonders in der Familie der *Anonaceen* — deren Blüten keinen Nektar absondern — die Selbstbefruchtung noch viel allgemeiner als bei anderen Familien ist, dann ist die Voraussetzung, dass

wir wo nicht bei allen, so doch bei einigen Kleistogamen mit reinen Pflanzen zu tun haben, meiner Ansicht nach, nicht unwahrscheinlich.

Nachdem die Pflanze kleistogam wurde, ist der Zellkern Äonen lang von aller Vermischung mit fremden Elementen frei geblieben und hat der eine Vorkern keine Abweichung bekommen können, welche dem anderen nicht zu teil wurde.

Dass jedoch die Abänderungen enorm waren, geht aus dem eben Gesagten, dass alle jetzt lebenden und über die Welt verbreiteten Arten aus einer einzelnen, kleistogamen Stammform ihren Ursprung genommen haben müssen, hervor.

Wenn im bivalenten Stadium, vor der Bildung der Blütenstaub- und Eizellen, die Chromosome sich behufs des Austausches aneinander schmiegen und mit einander verschmelzen, kann sich der Austausch der Anlagen bei manchen kleistogamen Pflanzen auf die Vermischung der durch die individuelle Variabilität hervorgerufenen Unterschiede beschränken. Diese Unterschiede sind dann die ursprünglichen von den chasmogamen Ahnen geerbten individuellen Differenzen, die stets wieder in neue Kombinationen übergehen. Wenn die kleistogamen Pflanzen auch keine ganz reinen genannt werden können, so übertreffen sie doch jedenfalls an Reinheit alle anderen höheren Pflanzen und Tiere. Von keiner Pflanze, von keinem Tiere ist ein Stammbuch der Reinheit zu entwerfen, das dem viele Tausende von Generationen zählenden Stammbaum einer kleistogamen Anonacee nahe kommt.

Die beiden Vorkerne entsprechen den höchsten Forderungen, die man für das Zusammenwirken bei dem Befruchtungsvorgang und im vegetativen Leben des Individuums stellen kann; ihre Gameten können entschieden die reinsten genannt werden, welche überhaupt bei Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung angetroffen werden können.

Untersuchen wir jetzt die Eigenschaften dieser kleisto-

gamen Pflanzen, so finden wir, dass sie Jahrhunderte hindurch, ihre konstitutionelle Kraft und Fruchtbarkeit beibehalten haben und zweitens dass sie von einer gegenseitigen Kreuzung (*Vandellia nummularifolia, Ononis minutissima*[1]) keinen Vorteil ziehen.

Vom theoretischen Standpunkt aus lässt sich dies leicht verstehen. Eine Kreuzung der chasmogamen Blüten zweier kleistogamen Individuen derselben Art, deren Sexualzellen differieren, kann wegen des mangelhafteren Zusammenwirkens zwischen den väterlichen und mütterlichen Chromosomen einen Nachteil, aber keinen Vorteil anbringen. Die charakteristischen Eigenschaften können bei einer solchen Kreuzung teilweise verloren gehen und die Fruchtbarkeit verminderen, eine bessere Konkordanz im Befruchtungsvorgang und im vegetativen Leben des Individuums ist aber eben so wenig als eine erhöhte Fruchtbarkeit aus solcher Verbindung zu erwarten.

Was hier bemerkt wurde über die relative Reinheit der kleistogamen Pflanzen und die daraus hervorgehenden Verhältnisse gilt gewissermassen auch für diejenigen Pflanzen, die, obgleich sie keine geschlossenen Blüten tragen, durch eine regelmässige Selbstbefruchtung dennoch von aller Vermischung mit fremden Elementen frei bleiben. Am besten kommen in dieser Hinsicht diejenigen Pflanzen mit den kleistogamen überein, die sich regelmässig vor der Entfaltung der Krone, in der Knospe befruchten und unter diesen wieder besonders diejenigen, bei welchen diese Befruchtungsweise ein Gattungsmerkmal — ein Merkmal also von uraltem Datum — genannt werden kann. Solcher aber finden wir unter Darwin's Versuchspflanzen nicht viele; vielleicht dass *Canna Warscewiczi* dieser Forderung noch am besten entspricht, insofern die Arten, die ich auf Java kennen lernte, sich auch in der Knospe befruchten.

---

1) Recueil Tom. II pag. 102—106.

Bei anderen Pflanzen, deren Blüten erst nach der Entfaltung sich selbst befruchten, ist natürlich Gefahr für eine Hybridisation zu befürchten, zumal wenn sie Nektar absonderen; jedoch kann auch von diesen erwartet werden, dass sie jedenfalls reinere Gameten besitzen als andere Pflanzen, die Insektenmithülfe für die Bestäubung bedürfen. Darwin's vergleichende Kulturversuche lehren, dass diese sich selbst befruchtenden Pflanzen im allgemeinen, in ihren Eigenschaften mit den Kleistogamen übereinstimmen. Unter den für seine Kreuzungsversuche ausgewählten Pflanzen, gibt es ziemlich viele, welche zu dieser Kategorie gehören, und bei allen diesen kam Darwin zu dem Resultat, dass die aus Kreuzung hervorgegangenen Nachkommen keine Überlegenheit über die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen zeigten.

Es ist vielleicht wünschenswert, bei diesen Beispielen einen Augenblick zu verweilen und zu zitieren was Darwin darüber mitteilt.

Bei *Canna Warscewiczi*, mit welcher Pflanze Darwin die Kulturversuche in drei Generationen fortsetzte, kam er zum folgenden Endresultat:

„If we consider all the plants of the three ge„nerations taken together, the thirty-four cros„sed plants average 35,98 and the thirty-four „self-fertilised plants 36,39 inches in height; „or as 100:101."

Bei *Pisum sativum:* „The average height of the „four crossed plants is here 34,62 and that of „the four self-fertilised plants 39,68, or as 100: „115. So that the crossed plants, far from beating „the self-fertilised, were completely beaten „by them."

Bei *Hibiscus africanus:* „The four crossed plants „average 13,25, and the four self-fertilised 14,18 „inches in height; or as 100:109. Excepting

„that too few plants were measured, I know of „nothing else to cause distrust in the result. „The cross-fertilised flowers on the parent- „plants were, on the other hand, rather more „productive than the self-fertilised flowers."

Bei *Primula sinensis:* „The offspring of plants, „some of which were legitimately and others „illegitimately fertilised with pollen from a „distinct plant, were almost exactly of the same „height as the offspring of self-fertilised plants; „but the former with rare exceptions flowered „before the latter. This species is commonly „raised in England from self-fertilised seed.... „Moreover, many of them are now varying and „changing their character, so as to become in a „greater or less degree equal-styled, and in „consequence highly self-fertile."

Therefore I believe that the cause of the crossed plants not exceeding in height the self-fertilised is the same as in the two previous cases of *Pisum sativum* and *Canna*.

Bei *Passiflora gracilis*. „This annual species produces spontaneously numerous fruits when „insects are excluded. Fourteen fruits from „crossed flowers contained on an average 24.10 „seeds. Fourteen fruits (two poor ones being re- „jected) spontaneously self-fertilised under a „net, contained on an average 20.58 seeds per „fruit; or as 100 to 85."

„The mean of the two crossed is 49 inches, „and that of the two self-fertilised 51 inches; „or as 100 to 104."

Ich muss hier bemerken, dass bei der Beurteilung der relativen Fruchtbarkeit in Acht genommen werden muss, dass die selbstbefruchteten Samen in der Art gewonnen

sind, dass die Bestäubung sich selbst überlassen wurde. Die Möglichkeit ist also nicht ausgeschlossen, dass in einigen Blüten die Bestäubung nur unvollständig stattgefunden hat; die spontane Befruchtung ist nicht immer so vollkommen als die absichtliche.

Bei *Adonis aestivalis*. „According to Professor H. „Hoffmann, this plant is proterandrous; never„theless it yields plenty of seeds when protec„ted from insects. Fifteen flowers were crossed „and all produced fruit, containing on an ave„rage 32.5 seeds; nineteen flowers were fertili„sed with their own pollen, and they likewise „all yielded fruit, containing a rather larger „average of 34.5 seeds; or as 100:106.

„The average height of the four crossed plants „is 14.25 and that of the four self-fertilised plants „14.31; or as 100:100.4; so that they were in fact „of equal height."

Bei *Nicotiana tabacum*: „Out of six trials with „crossed and self-fertilised plants, belonging to „three successive generations, in one alone did „the crossed show any marked superiority in „height over the self-fertilised; in four of the „trials they were approximately equal; and in „one the self-fertilised plants were greatly su„perior to the crossed. In no case did the cap„sules from flowers fertilised with pollen from „a distinct plant yield many more, and some„times they yielded much fewer seeds than the „capsules from self-fertilised flowers............

„(P. 210). Taking the plants of the three gene„rations altogether, the crossed show no supe„riority over the self-fertilised, and I can ac„count for this fact only by supposing that „with this species, which is perfectly self-fertile

„without insect aid, most of the individuals are „in the same condition, as those of the same „variety of the common pea and of a few other „exotic plants, which have been self-fertilised „for many generations. In such cases a cross „between two individuals does no good; nor does „it in any case, unless the individuals differ in „general constitution, either from socalled spon-„taneous variation, or from their progenitors „having been subjected to different conditions."

Lathyrus odoratus. „From the analogy of the plants „of *Mimulus* and *Ipomoea,* [1]) which had been self-fer-„tilised for several generations, and from trials „previously made with the common-pea, which „is in nearly the same state as the sweet-pea, „it appeared to me very improbable that a cross „between the individuals of the same variety „would benifit the offspring. A cross of this „kind was therefore not tried."

Diese Zitaten bestätigen also dasjenige, was über die kleistogamen Pflanzen bemerkt wurde: dass Pflanzen, welche regelmässig sich selbst befruchten, aus einer Kreuzung keinen Vorteil ziehen.

Wenn nun Darwin glaubte, dass diese Pflanzen von einer Kreuzung keinen Vorteil mehr ziehen können, da sie der langen fortgesetzten Inzucht wegen dieselbe Konstitution erhalten haben, so lehren uns die Beobachtungen an kleistogamen und mit diesen in ihrer Befruchtung gleich zu stellenden Pflanzen dass **reine Pflanzen von einer Kreuzung keinen Vorteil ziehen und zur Erhaltung ihrer konstitutionellen Kraft und Fruchtbarkeit keine Kreuzung bedürfen** [2]).

---

1) Auf diese beide Pflanzen komme ich näher zurück.

2) Im Jahre 1877 ist George Henslow in seiner Abhand-

Aus den mitgeteilten Zahlenverhältnissen geht hervor, dass bei einigen Pflanzen: *Pisum sativum, Hibiscus africanus, Passiflora gracilis, Nicotiana Tabacum* u. a. die Kreuzbefruchtung statt den Nachkommen einen Vorteil zu bringen ihnen entschieden schädlich war.

Stellen wir die Wuchshöhe der selbstbefruchteten Pflanzen = 100, dann erreichten die gekreuzten Nachkommen von *Pisum, Hibiscus* und *Passiflora* resp. eine Höhe von 87, 91 und 96.

Aus den theoretischen Darstellungen geht hervor, dass eine Kreuzung zwischen zwei Pflanzen, deren jede für sich eine reine Pflanze ist, die aber mehr oder weniger von einander differieren, wie z. B. eine reine Art und ihre Varietät, nicht so ganz ohne Störung stattfindet, dass nicht eine herabgesetzte Fruchtbarkeit der Eltern und verminderte Wuchskraft der Nachkommen davon die Folge ist. So weit Beobachtungsergebnisse darüber vorliegen, bestätigen sie diese Vorstellung. Ich möchte auf J. Scott's [1]) Kreuzungen mit *Verbascum*-Arten und Varietäten hinweisen, aus welchen hervor geht, dass bei einer Kreuzung der reinen Art mit ihrer Varietät die Verbindung nicht ganz normal verläuft.

---

lung „On the Selffertilization of Plants" (Transactions of the Linnean Society, Botany 1880), welche in der blütenbiologischen Literatur nicht die Würdigung erhalten hat, die sie in vielen Hinsichten verdient, von einem anderen Standpunkt ausgehend, zu demselben Schluss gekommen: „I do not see, how we can avoid the conclusion that, if a plant is habitually self-fertilizing, it can amply retain its numbers by propagation, and in no way deteriorates in consequence of the process, though, on the other hand, it may derive immediate and great benefit from a cross with a new variety or stock (pag. 387). The facts recorded by Mr. Darwin, appears to me to have great significance, and might be expressed by such an aphorism as permanently self-fertilized plants refuse to be intercrossed (pag. 388).

1) Darwin. Variation Vol. II p. 106.

S c o t t befruchtete eine gelbe *Verbascum Lychnitis* mit ihrem eigenen Blütenstaub und mit dem einer weissen Varietät und fand dabei, dass die bei diesen Verbindungen erhaltenen Samen sich verhielten wie die Zahlen 100 : 94.

Bei der Befruchtung der weissen *Verbascum Lychnitis* mit eigenem Blütenstaub und mit dem der gelben Varietät war das Verhältnis = 100 : 82.

Bei der gelben Varietät von *Verbascum Thapsus* mit eigenem Pollen und mit dem der weissen Varietät = 100 : 94.

Bei der weissen Varietät von *Verbascum Blattaria* mit eigenem Pollen und mit dem der gelben Varietät = 100 : 79.

Als er schliesslich die purpurne *V. phoeniceum* mit einer rosenroten und mit einer weissen Varietät, und auch diese beide letzteren unter sich kreuzte, fand er, dass er bei allen diesen Verbindungen immer weniger Samen erhielt als bei der Befruchtung mit dem eigenen Blütenstaub.

In Zusammenhang hiermit weisen die Versuchsergebnisse mit *Pisum* und den anderen genannten Pflanzen darauf hin, dass die mit einander gekreuzten Individuen jedes für sich reine Pflanzen waren, die aber mehr oder weniger als Varietäten derselben Art von einander differierten.

Bevor ich zur Besprechung jener Kategorie von Pflanzen übergehe, bei welcher die gekreuzten Nachkommen die selbstbefruchteten an Grösse, Stärke, Gewicht und Fruchtbarkeit übertreffen, möchte ich eine kurze Notiz über die Geschichte des Kreuzungsgesetzes vorangehen lassen. In der Einleiting habe ich schon darauf hingewiesen, dass D a r w i n von der Meinung ausgegangen ist, dass die in der „O r i g i n o f S p e c i e s" geäusserte Vermutung der Notwendigkeit einer gelegentlichen Kreuzung für die Erhaltung der Art sich gründete auf eine Reihe von Tatsachen und Experimenten, die im allgemeinen mit den Erfahrungen der Tier- und Pflanzenzüchter in Übereinstimmung waren und alle darauf hinwiesen, dass e r s t e n s eine Kreuzung zwischen verschiedenen Varietäten oder zwischen

den Individuen derselben Varietät, aber von anderer Herkunft, den Nachkommen Kraft und Fruchtbarkeit giebt und dass *zweitens*, umgekehrt, eine lange fortgesetzte Inzucht die Kraft und Fruchtbarkeit vermindert.

Die erste dieser beiden Voraussetzungen ist in der Tat von vielen Hybridologen und Praktikern hervorgehoben und kann eine feststehende Tatsache genannt werden; von der zweiten aber — *dass eine lange fortgesetzte Selbstbefruchtung die Kraft und Fruchtbarkeit vermindert* — kann das gleiche nicht gesagt werden.

Weder *Kölreuter* und *Sprengel*, noch *Andrew Knight*, *Herbert*, *Gärtner* oder einer der vielen anderen Forscher, welche sich vor *Darwin* mit Hybridisationsversuchen beschäftigt haben, haben sich über die Schädlichkeit der Selbstbefruchtung ausgesprochen. Was man darüber in der blütenbiologischen Literatur antrifft, ist auf Misverständnis zurück zu führen.

Im Gegenteil, die grösste Autorität auf dem Gebiete der Hybridologie, *Gärtner*, der im Jahre 1849 sein vortreffliches Werk „*Über die Bastarderzeugung im Pflanzenreich*" veröffentlichte, war weit davon entfernt, der Selbstbefruchtung schädliche Folgen zuzuschreiben. Er glaubte vielmehr, dass die guten Eigenschaften der Art nur durch Selbstbefruchtung erhalten werden könnten, während Fremdbestäubung zu Bastardierung Veranlassung giebt, welche die Pflanze in ihrer Zeugungskraft abschwächt.

„*Dass die Zeugungskraft der Bastarde in Ver-*
„*gleichung mit der der reinen Arten schwächer*
„*ist, gibt sich vorzüglich auch darin an den Tag,*
„*dass sich bei den reinen Arten die Zeugungs-*
„*kraft durch die weiteren Selbstbefruchtungen*
„*erhält und kräftigt, dass aber bei den Bastar-*
„*den, selbst bei den fruchtbarsten, wenn sie*
„*sich auch bis in die achte bis zehnte Genera-*
„*tion selbst fortpflanzen, die Zeugungskraft*

„nach und nach abnimmt und das Decrepidiren „eintritt, bis sie endlich steril werden und aus-„gehen, wie uns vielfältige Erfahrung gelehrt „hat. Zufällige Einmischung von stammelter-„lichem Pollen kann allerdings den angegebenen „Gang der hybriden Natur abänderen, und ein „anderes Resultat liefern; es ist aber gewiss „eine Täuschung"[1]. (l. c. pag. 365).

Dieser Satz ist bekanntlich eine wichtige biologische Streitfrage geworden, auf welche ich im letzten Abschnitt noch zurück komme. Hier sei aber bemerkt, dass für die Richtigkeit der ersten der hier genannten Ansichten „dass sich bei den reinen Arten die Zeugungskraft durch die weiteren Selbstbefruchtungen erhält". m. E. die kleistogamen Pflanzen die besten Beweise abgeben.

---

1) Man sieht hieraus, dass Hermann Müller (Befruchtung der Blumen) sich geirrt hat, als er glaubte dass Gärtner bei seinen Befruchtungsversuchen mit *Passiflora, Lobelia* und *Fuchsia*-arten noch entschiedener als andere zum Ergebnis gekommen sei, dass keine Pflanze eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch sich selbst befruchte. Übrigens ist was Hermann Müller damit sagen will, nicht recht klar. Meint er vielleicht, dass Gärtner der Ansicht war, dass die Selbststerilität, wodurch sich die genannten Pflanzen auszeichnen, eine zur Versicherung der Kreuzung und Verhütung der Selbstbefruchtung erworbene Eigenschaft sei, eine Ansicht welche, obgleich von Darwin zurückgewiesen, in der Blütenbiologie ihre Verteitiger findet, dann muss hier bemerkt werden, dass Gärtner daran gewiss niemals gedacht hat. Bei den sehr vielen selbststerilen Pflanzen, welche er bei seinen Versuchen kennen lermte, hat er diese Eigenschaft ebenso wie Kölreuter und Herbert den Folgen der Bastardierung zugeschrieben; bei den oben genannten Pflanzen aber, die in sofern sich das beurteilen liess, reine, exotische Pflanzen waren, hat er die Selbststerilität einem naturwidrigem Zustande zugeschrieben, in welchem sich diese Pflanzen in Hinsicht auf Klima und Boden befanden. (p. 364). Die Zeit ist noch nicht da, zu beurteilen, ob diese Ansicht richtig ist.

Darwin glaubte, dass schon früher andere Forscher und namentlich Andrew Knight (1799) und Herbert (1837) auf die Notwendigkeit der Kreuzung bei den Pflanzen hingewiesen haben. [1]) Ich muss bemerken, dass hier ein Missverständnis vorliegt. Allerdings hat der erstgenannte, dessen Namen in späteren Jahren von Hermann Müller an das Kreuzungsgesetz verbunden worden ist, die Erfahrung gemacht, dass eine Kreuzung verschiedener Varietäten kräftige, üppigwachsende und fruchtbare Nachkommen giebt, welche den selbstbefruchteten überlegen sind; darüber aber, dass die Pflanzen bei fortwährender Selbstbefruchtung mehr und mehr abgeschwächt werden und schliesslich zu Grunde gehen, und dass deswegen eine gelegentliche Kreuzung mit getrennten Individuen eine notwendige Bedingung für dauernde Forterhaltung ist, hat Andrew Knight sich nicht geäussert.

Aus den theoretischen Betrachtungen bei seinen Kreuzungsversuchen mit Erbsen-, Weizen-, Trauben-, und Äpfelvarietäten geht nicht hervor, dass er den weniger kräftigen Bau und die relativ geringe Fruchtbarkeit einzelner seiner Versuchspflanzen den schädlichen Folgen der Selbstbefruchtung zugeschrieben hat. Knight [2]) kreuzte u. m. eine niedrig-wachsende und früh-blühende Varietät von *Pisum sativum* mit einer üppig-wachsenden, spätblühenden Varietät und umgekehrt. M. a. W. er machte denselben

1) Andrew Knight many years ago propounded the doctrine that no plant self-fertilises itself for a perpetuity of generations. After pretty close investigation of the subject I am strongly inclined to believe that this is a law of nature throughout the vegetable and animal Kingdom. Darwin, Annals and Magazine of Nat. History 3. Ser. Vol. 2 p. 461. Man vergleiche auch Variation of Animals and Plants Vol. II. Chapt. XIX p. 175 and Cross- and Self-fertilisation. Second Edition p. 7.

2) Thomas Andrew Knight. An account of some experiments on the fecondation of vegetables. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 1799 p. 200.

Versuch, der viele Jahre später von Mendel gemacht wurde und der ihn, indem er seinen Versuch mehrere Generationen hindurch fortsetzte, zu der Entdeckung seines Kreuzungsgesetzes führte. Knight fand, dass die Eigenschaften der letzteren Varietät: Wuchshöhe, Grösse der Samen, Erntezeit, in den Nachkommen dominierten. Er glaubte jetzt, durch die Kreuzung diejenige Varietät, die nicht höher wachsen konnte als bis 2 Fuss, erheblich verbessert zu haben, da seine Pflanzen bis 6 Fuss aufwuchsen und auch fruchtbarer waren. Der geringe Wuchs und die geringe Fruchtbarkeit der niedrigen Varietät hat Knight aber nicht einer fortwährenden Selbstbefruchtung, sondern den Folgen einer dauernden Kultur in derselben Bodenart zugeschrieben. „By this „process it is evident, that any number of new „varieties may be obtained; and it is highly „probable, that many of these will be found bet„ter calculated to correct the defects of diffe„rent soils and situations than any we have at „present". Knight wusste, dass der Blütenstaub auf verschiedene Weise: durch Wind oder Insekten von der einen Pflanze auf die andere übergetragen wird und schliesst daraus, dass die Natur damit einen bestimmten Zweck beabsichtige „for independent of its stimu„lative power, this intercourse certainly tends „to confine within more narrow limits, those „varieties which accidental richness or poverty „of soil usually produces."

Knight beabsichtigte weiter noch durch Kreuzung neue und bessere Varietäten von Äpfeln zu gewinnen, weil viele der damals kultivierten Varietäten krankhaft und unproduktiv geworden waren — nicht, durch eine dauernde Selbstbefruchtung, sondern — „by having been cultivated beyond the period which nature appears to have assigned to their existence".

Die Meinung dass Knight, auf vergleichende Selbstbestäubungs- und Kreuzungsversuche an Pisum gestützt, schon lange zuvor den Satz aufgestellt hätte, dass keine Pflanze eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch sich selbst befruchte, möge also richtig sein, der Satz hat aber einen anderen Sinn als Darwin's 1858 u. 1859 ausgesprochene Vermutung. Darwin's Praemisse, dass eine lange fortgesetzte Selbstbefruchtung die Kraft und Fruchtbarkeit der Pflanze herabsetzt, hat er nicht ausgesprochen.

Was Herbert [1]) betrifft, der an zweiter Stelle genannt wird als Schriftsteller, der auf die Notwendigkeit der Kreuzung hingewiesen hat, muss bemerkt werden, dass er in seiner Abhandlung über die *Amaryllidaceae* zwar die Vermutung ausgesprochen hat, dass die Pflanzen ohne

---

1) Herbert. Amaryllidaceae, London 1837, p. 371.

»I am inclined to think that I have derived advantage from impregnating the flower, from which I wished to obtain seed, with pollen from another individual of the same variety, or at least from another flower, rather than with its own; and as races of animals are known to degenerate, if they are perpetuated by the unions of near kindred, it seems not unlikely that vigour may be given also to any race of vegetables by introducing a cross, though of the same kind, and especially from an individual grown in a different soil or aspect. To illustrate this, I will state a circumstance which occurred last summer in my stove. Nine very fine crosses of Hippeastrum were flowering there at the same time; one a natural seedling from Johnsoni or Regio-vittatum, two Johnsoni-pulverulentum, one.... Being desirous of blending again these plants which were all cross-bred, different flowers were touched with pollen from their several neighbours and ticketed, and other flowers were touched with their own pollen. Almost every flower, that was touched with pollen from another cross produced seed abundantly, and those which were touched with ther own either failed entirely or formed slowly a pod of inferior size with fewer seeds, the cross impregnation decidedly taking the head."

gelegentliche Kreuzung schliesslich abgeschwächt werden, jedoch nur erwähnt, dass er die Vorteile einer Befruchtung mit dem Blütenstaub von einem anderen Individuum derselben Varietät oder von einer anderen Blüte gesehen hat, nicht — und das ist hier die Hauptsache — dass er die Erfahrung gemacht hat, dass eine lang fortgesetzte Selbstbefruchtung für die *reine, nicht bastardierte* Pflanze schädlich ist.

Seine weiteren Mitteilungen haben nur Bezug auf Hybriden, die mit dem eigenen Blütenstaub fast steril waren, bei Kreuzung unter sich aber gute Resultate gaben. Er zweifelte nicht daran, dass die Selbststerilität die Folge der Bastardierung war.

Hinsichtlich der späteren Hybridologen und Praktiker: Sageret, Wiegmann, Chaundy, Maund, Tinzmann, Rawson, Bornet u. a. möchte ich hier nur auf die ausführliche Übersicht hinweisen, die Darwin von ihren Arbeiten in seinem Werke „The Variation of Animals and Plants under Domestication" (1868 Vol. II Chapt. XVII) gegeben hat, aus welcher Übersicht hervorgeht, dass sie alle bei den Kultur- und Gartenvarietäten, mit welchen sie ihre Versuche anstellten: Melone, Kohl, Weizen, Kartoffeln, Gladiolus, Cistus-Bastarde u. s. w. erfahren haben, dass eine Kreuzung unter einander oder mit Individuen verschiedener Varietäten leichter zustande kommt als eine Selbstbefruchtung, dass sie auch oft gefunden haben, dass die künstliche Bastardierung zu fast völliger Selbststerilität führen konnte, aber nicht, dass bei reinen Arten eine lange fortgesetzte Selbstbefruchtung schädliche Folgen hätte.

Aber auch Darwin war, als er diese Übersicht gab — zehn Jahre nach der Veröffentlichung der „Origin of Species" — schon zu der Einsicht gelangt, dass tatsächlich von den schädlichen Folgen der Selbstbefruchtung bei den Pflanzen noch nichts Direktes bekannt war.

„Although nothing is directly known on the evil effects of long-continued close interbreeding with plants, the converse proposition that great good is derived from crossing is well established" (Vol. II Chapt. XVII p. 127).

Jedoch glaubte er — wie u. m. aus den folgenden Zitaten hervorgeht, dass die Schädlichkeit der Selbstbefruchtung bei Pflanzen und der engen Inzucht bei Tieren unzweifelhaft feststeht und dass die Tatsache, dass die schlechten Folgen nicht so klar an den Tag treten als die Vorteile der Kreuzung, dem Umstande zuzuschreiben sei, dass dieselben sich so langsam anhäufen, dass sie viele Jahre lang aller Aufmerksamkeit entgehen können um erst an's Licht zu kommen, wenn die in enger Inzucht lebenden Tiere oder die sich selbst befruchtenden Pflanzen mit einem Tiere einer anderen Familie oder einer Pflanze anderer Herkunft gekreuzt werden.

„With some animals close interbreeding may be carried on for a long period with impunity by the selection of the most vigorous and healthy individuals; but sooner or later evil follows. The evil, however, comes on so slowly and gradually that it easily escapes observation, but can be recognised by the almost instantaneous manner in which size, constitutional vigour, and fertility are regained when animals that have long been interbred are crossed with a distinct family" (Variation Vol. II. Chap. XIX p. 175).

„Whether the evil from self-fertilisation goes on increasing during successive generations is not as yet known; but we may infer from my experiments that the increase if any is far from rapid.

After plants have been propagated by self-fertilisation for several generations, a single

cross with a fresh stock restores their pristine vigour" (Cross- and Self-fertil. p. 438).

„Notwithstanding the evil which many plants suffer from self-fertilisation, they can be thus propagated under favourable conditions for many generations, as shown by my experiments, and more especially by the survival during at least half a century of the same varieties of the common-pea and sweet-pea. The same conclusion probably holds good with several other exotic plants, which are never or most rarely cross-fertilised in this country. *But all these plants as far as they have been tried, profit greatly by a cross with a fresh stock.* Some few plants, for instance, Ophrys apifera, have almost certainly been propagated in a state of nature for thousands of generations without having been once intercrossed, and whether they would profit by a cross with a fresh stock is not known" (pag. 438).

Es muss hier bemerkt werden, dass Darwin mit dem Ausdruck „a fresh stock" — wie wir auch noch später sehen werden — oft eine ganz andere Varietät derselben Art bezeichnete. Dies war auch der Fall mit den *Pisum*-Varietäten. mit welchen Knight seine Versuche anstellte und von denen in diesem Zitat die Rede ist. Knight erwähnt aber wohl, dass die niedrig wachsende *Pisum*-Varietät von der Kreuzung einen Vorteil hatte, aber nicht, dass das auch mit der anderen, üppig wachsenden Varietät der Fall war.

Darwin glaubte, dass aus der Tatsache, dass die Kreuzung einen Vorteil bringt schon ohne weiteres hervorgeht, dass die Inzucht und die Selbstbefruchtung schädlich sind Demzufolge hat er bei dem grösseren Teil seiner Kulturversuche aus der blossen Tatsache, dass die gekreuzten Pflanzen schon nach der ersten Kreuzung an Höhe, kon-

stitutioneller Kraft und Fruchtbarkeit den selbstbefruchteten überlegen waren, die Schlussfolgerung gemacht, dass die Selbstbefruchtung ihnen schädlich war. Nur bei dem kleineren Teil hat Darwin seine vergleichenden Kulturversuche mehrere Generationen hindurch fortgesetzt; wir werden bald sehen, dass aus diesen Versuchen wohl die Vorteile der Kreuzung, aber nicht die Schädlichkeit der Selbstbefruchtung hervorgegangen ist.

Giebt es tatsächlich einen direkten Zusammenhang zwischen den Vorteilen der Kreuzung und den schlechten Folgen der Selbstbefruchtung wie Darwin voraussetzte? Um diese Frage beantworten zu können ist es notwendig, einen Augenblick bei den Arbeiten der genannten Hybridologen zu verweilen und ihre wichtigsten Erfahrungen zu resumieren.

U. m. ist aus ihren experimentellen Untersuchungen hervorgegangen:

dass die gegenseitige Befruchtung in der Regel am leichtesten erfolgt bei jenen Arten, welche an der Grenze zwischen Species und konstanter Varietät stehen, und welche von einigen Autoren als Arten, von anderen als Varietäten oder Racen angesehen werden, und dass noch leichter als unter den nächst verwandten Arten die Bastardierung zwischen den Varietäten der nämlichen Art geschieht; oder dass im allgemeinen die Pflanzenformen sich um so schwieriger bastardieren, je weniger sie unter einander sexuell verwandt sind, welche sexuelle Affinität im allgemeinen mit der systematischen parallel verläuft, aber mit vielen Abweichungen in den einzelnen Fällen [1];

---

1) Man vergleiche u. m. Nägeli, Bastardbildung im Pflanzenreich. Sitzungsberichte der königl. bayer. Akademie der Wissenschaften zu München. 1865.

dass die Bastarde in der Regel, wenn auch nicht immer, weniger fruchtbar sind als die Stammformen;

dass die Fruchtbarkeit um so geringer ist, die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane um so mehr geschwächt sind und zur Begattung untauglich, die Zahl ihrer keimfähigen Samen um so kleiner ist, je weiter die erzeugenden Stammeltern in der sexuellen Verwandtschaft sich von einander entfernen;

dass die Speciesbastarde also im allgemeinen weniger fruchtbar als die Varietäten-Bastarde sind;

dass die Nachkommen der Varietäten-Bastarde sich durch eine grosse Vielförmigkeit auszeichnen und dass dieselbe bei Selbstbestäubung der Bastarde oft so gross sein kann, dass kein Individuum dem anderen in seinen sexuellen Verhältnissen und äusserlichen Eigenschaften ganz gleich ist;

dass die Bastarde sich mit dem Blütenstaub der Stammeltern leichter befruchten lassen als mit dem eigenen Blütenstaub, dass entweder eine Kreuzung mit getrennten Individuen derselben Varietät oder mit Individuen verschiedener Varietäten derselben Art oft leichter zu stande kommt als eine Selbstbefruchtung; und dass dabei die aus einer Kreuzung hervorgegangenen Nachkommen sich durch einen kräftigeren Wuchs und grössere Fruchtbarkeit von den aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen Individuen unterscheiden; oder wie Darwin sich ausdrückt: „that „the act of crossing tends to increase or re-„establish the fertility of hybrids" [1]).

Man sieht aus dieser Übersicht, dass ein solcher Zusammenhang, wie der von Darwin vorausgesetzte zwischen den Vorteilen der Kreuzung und den vermeinten schädlichen Folgen der Selbstbefruchtung, tatsächlich nicht nachgewiesen worden ist.

Es ist klar, dass Darwin nicht darauf geachtet hat,

---

1) Variation of animals and plants. Chapt. XVII, p. 131.

dass die Beobachtungen und Experimente auf welche er sein Kreuzungsgesetz gründete nur auf Gartenvarietäten, nicht auf reine Arten Bezug hatten; dass die herabgesetzte Fruchtbarkeit bei den meisten dieser und die fast völlige Selbststerilität bei anderen, nicht den Folgen der Selbstbefruchtung sondern denen der Bastardierung zuzuschreiben waren, während die Vorteile der Kreuzung als eine Wiederherstellung der verloren gegangenen Eigenschaften zu deuten waren.

Wir wissen jetzt, dass und warum Pflanzen mit reinen Gameten zur Erhaltung ihrer Kraft und Fruchtbarkeit keine Kreuzung bedürfen und dass eine Kreuzung einer reinen Art mit einem etwas anders gearteten Individuum statt einen Vorteil zu bringen die Fruchtbarkeit herabsetzt und die konstitutionelle Kraft vermindert, und finden daher, wenn wir bei der Kreuzung ein umgekehrtes Verhältnis antreffen, schon eine Andeutung dafür, dass die Pflanze keine reine Art war.

Es drängt sich darum die Frage in den Vordergrund, ob denn vielleicht Darwin's Versuchspflanzen der zweiten Kategorie mit Gartenvarietäten gleich zu stellende Hybriden sind?

Ipomoea purpurea. Summary of Measurements (in Inches) of the Ten Generations.[1])

NUMBER OF THE GENERATION	Number of Crossed Plants	Average Height of Crossed Plants	Number of self-fertilised Plants	Average Height of self-fertilised Plants	Ratio between Average Heights of Crossed and Self-fertilised Plants.
First generation	6	86.00	6	65.66	as 100 to 76
Second generation	6	84.16	6	66.33	as 100 to 79
Third generation	6	77.41	6	52.83	as 100 to 68
Fourth generation	7	69.78	7	60.14	as 100 to 86
Fifth generation	6	82.54	6	62.33	as 100 to 75
Sixth generation	6	87.50	6	63.16	as 100 to 72
Seventh generation	9	83.94	9	68.25	as 100 to 81
Eight generation	8	113.25	8	96.65	as 100 to 85
Ninth generation	14	81.39	14	64.07	as 100 to 79
Tenth generation	5	93.70	5	50.40	as 100 to 54
All the generations taken together	73	85.84	73	66.02	as 100 to 77

1) Man vergleiche: Darwin. The effects of Cross- und Self-Fertilisation in the vegetable Kingdom. Second edition. Chapt. II, p. 52.

Betrachten wir an der Hand der nebenstehenden Tabelle die Ergebnisse der vergleichenden Kulturversuche mit *Ipomoea purpurea.*

Wir sehen daraus, dass, als die gekreuzten Pflanzen der ersten Generation eine mittlere Höhe von 86.00 Inches erreicht hatten, die mittlere Höhe der selbstbefruchteten nicht mehr als 65.66 Inches war.

Nicht nur in der Wuchshöhe, sondern auch noch in anderen Hinsichten zeigten die gekreuzten Pflanzen ihre Überlegenheit über die selbstbefruchteten.

Die gekreuzten brachten 121 Kapseln hervor, während die selbstbefruchteten nicht mehr als 84 Kapseln trugen. Die Kapseln der ersteren enthielten im Durchschnitt 5.23 Samen und die anderen 4.85. Auch blühten die gekreuzten Pflanzen früher als die selbstbefruchteten und waren sie unter ungünstigen Lebensbedingungen kräftiger und resistenter als die anderen.

Die Tabelle lehrt uns weiter, dass weder die gekreuzten Pflanzen noch die selbstbefruchteten in den 9 auf einander folgenden Generationen ihre Wuchshöhe änderten. Die ersteren schwankten um die mittlere Höhe von 85.84, die anderen um die von 66.02 Inches.

Die Fruchtbarkeit der selbstbefruchteten verminderte in den folgenden Generationen nicht mehr. Da wo sie bestimmt wurde — sie wurde nicht in allen Generationen bestimmt — ergab sich, dass sie eher zu- als abgenommen hatte. War das Verhältnis in der 1sten Generation wie 100 : 93, so war es in der 3ten und 4ten Generation wie 100 : 94 und in der 5ten wie 100 : 107!

Es fragt sich nun, ob aus der Tatsache, dass die aus Kreuzung erhaltenen Pflanzen eine Überlegenheit über die aus Selbstbefruchtung hervorgegangenen zeigten, die Schädlichkeit der Selbstbefruchtung hervorgeht oder dass wir vielmehr darin die vorteilhafte Wirkung der Kreuzung erblicken.

Darwin glaubte das erstere. Auf Grund seiner Beobachtung, dass die Blüten von Hummeln besucht werden und dass die Pflanzen auffällig in der Blütenfarbe variierten, geht er von der Voraussetzung aus, dass man annehmen darf, dass die Blüten dieser *Ipomoea*, in der freien Natur, gewöhnlich gekreuzt werden, so dass die aus den Handelssamen erwachsenen Pflanzen der ersten Generation ihre Entstehung einer Kreuzung dankten. Indem nun — so sagt Darwin — die von mir gekreuzten Pflanzen aus Stammeltern entstanden sind, welche aller Wahrscheinlichkeit nach, nachdem sie während zahlreicher Generationen gekreuzt worden sind, zum ersten Male mit sich selbst befruchtet wurden, so ist die Tatsache, dass sie an Grösse und Fruchtbarkeit bei den gekreuzten Pflanzen zurück bleiben die Folge der Selbstbefruchtung.

Man ist jedoch zu der Frage berechtigt, ob Darwin's Voraussetzung, dass die Handelssamen aus einer Kreuzbefruchtung entstanden waren, unzweifelbar feststeht.

Die Möglichkeit ist nicht ausgeschlossen, dass sie selbstbefruchtete Samen waren.

Erwägen wir, dass *Ipomoea purpurea* auch ohne Insektenhülfe reichlich Frucht trägt und zweitens, dass der von Darwin auf der Narbe beobachtete Blütenstaub auch sehr wohl von der eigenen Blüte oder von einer Nachbarblüte desselben Individuums stammen konnte, dann können wir ebensowohl annehmen, dass die Samen durch Selbstbestäubung oder durch Nachbarbestäubung entstanden sind. Bei dieser Voraussetzung lehrt uns dann das Experiment nicht, dass die Selbstbefruchtung schädlich war, sondern dass die Kreuzung der Pflanze einen Vorteil bracht.

Stellen wir jede Voraussetzung über den Ursprung der Samen, aus welchen die erste Generation hervorgegangen ist, bei Seite und gehen wir aus von der zweiten Generation von der wir wissen, welche Exemplare aus selbstbefruch-

teten Samen und welche aus gekreuzten entstanden sind und fragen wir dann, welchen Einfluss die Selbstbestäubung in den folgenden Generationen geübt hat, so sehen wir, dass sie von dieser Befruchtungsweise nicht im geringsten schädliche Folgen erfahren hat, dass nach 9 Generationen ihre Wuchshöhe noch immer ungefähr 66.02 Inches geblieben ist und dass die Fruchtbarkeit etwas grösser geworden ist. Die Tatsache, dass die gekreuzten Pflanzen den selbstbefruchteten überlegen waren ist also nicht der Schädlichkeit der Selbstbefruchtung sondern der vorteilhafteren Wirkung der Kreuzung zuzuschreiben.

Die Versuchsergebnisse sind jetzt klarer geworden. Wenn in der Tat die Selbstbefruchtung schädlich wäre, so hätten wir erwarten müssen, dass die selbstbefruchteten Pflanzen in den auf einander folgenden Generationen immer mehr abgeschwächt und kleiner werden sollten wegen der allmähligen Anhäufung der schädlichen Folgen dieser Befruchtungsweise. Dies war aber nicht der Fall. Vergleichen wir die mittlere Wuchshöhe der 7ten, (8ten) und 9ten Generation, mit der mittleren Wuchshöhe der 1sten, 2ten und 3ten und der 4ten, 5ten und 6ten Generation, so sehen wir, dass sie nicht kleiner, sondern etwas grösser geworden sind. Auch der Unterschied zwischen den gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen wurde in den folgenden Generationen nicht grösser. Darwin selbst hat dies erwartet, doch sagt er, „so far is this from being the case, that the difference between the two sets of plants in the seventh, eight, and ninth generations taken together is less than in the first and second generations together" (pag. 55).

„Whether the evil from self-fertilisation goes „on increasing during successive generations „is not as yet known; but we may infer from

„my experiments that the increase if any is far „from rapid" (General results p. 438).

In der Tat geben Darwin's Versuchsergebnisse keine Veranlassung zu glauben, dass die *Ipomoea* auch in den folgenden Generationen sich nicht würde behaupten können.

Und was Darwin's Ansichten betrifft über die Schädlichkeit einer Kreuzung zwischen nahen Verwandten und zwischen Pflanzen, die unter denselben Bedingungen kultiviert werden, auch diese Ansichten haben durch den Versuch keine Bestätigung gefunden.

Wäre Darwin's Ansicht über die Schädlichkeit der Inzucht richtig, so sollte man erwarten, dass die gekreuzten Pflanzen in den auf einander folgenden Generationen an Wuchshöhe stets mehr und mehr abnehmen würden. Ungeachtet aber der Tatsache, dass sie von der 2ten bis zur 10ten Generation in der strengsten Inzucht unter einander gekreuzt wurden, indem die Blüten immer mit dem Staube von einer anderen Pflanze desselben Satzes, also Brüder und Schwestern, und Brüder und Schwestern, deren Eltern und Voreltern schon in derselben Verwandtschaft zu einander standen, befruchtet wurden, haben sie von dieser Inzucht offenbar keine schädlichen Folgen erfahren und ebenso wenig auch von dem Umstande, dass sie während 10 Jahre unter denselben äusseren Bedingungen kultiviert wurden.

Dass die Inzucht in den Generationen der gekreuzten Pflanzen doch ihren schädlichen Einfluss geübt hat, meinte Darwin daraus folgern zu können, dass sie aus einer Kreuzung mit einer Pflanze aus einem anderen Garten (einer Colchester-Pflanze) einen Vorteil zog. Vom Standpunkte unserer gegenwärtigen Ansichten lesen wir darin, dass die Gameten der Colchester-Pflanze eine grössere Affinität zu den Gameten der anderen Pflanzen hatten, doch dass dies in sofern etwas Zufälliges war, dass auch das Umgekehrte hatte vorkommen können wie uns Dar-

win's Kreuzungen „with a fresh stock" bei *Petunia* und *Eschscholtzia* lehren.

Dieselbe Bemerkung muss hinsichtlich Darwin's Kulturversuche mit *Mimulus luteus* gemacht werden.

Mimulus luteus ist, dem Anschein nach, was ihre Blüteneinrichtung, besonders ihre reizbaren Narben betrifft, der Kreuzung durch Insekten angepasst, aber wie schon Darwin gezeigt hat ist sie nicht destoweniger, wenn sie vor Insektenbesuch geschützt wird, vollkommen fertil. Dabei ist — wie ich schon früher behauptet habe [1]) — beim Insektenbesuch die Gelegenheit zur Befruchtung mit dem Blütenstaube einer Nachbarblüte desselben Individuums viel grösser als zur Bestäubung mit dem Pollen einer anderen Pflanze. Es steht also gar nicht unzweifelbar fest, dass die Handelssamen, mit welchen Darwin seine Versuche anfing, gekreuzte Samen waren, wie er glaubt annehmen zu dürfen; es ist eben so gut möglich, selbst wahrscheinlicher, dass sie selbstbefruchtete Samen waren. Bei der Befruchtung, teils mit dem eigenen, teils mit fremdem Pollen, fand Darwin, dass die gekreuzten Früchte ein grösseres Gewicht an Samen lieferten als die selbstbefruchteten, im Verhältnis 100 : 79 und schliesst daraus, dass Selbstbefruchtung für *Mimulus* schädlich ist. Die aus den gekreuzten Samen erwachsenen Pflanzen wuchsen zur mittleren Höhe von 7.62 Inches heran und diejenigen aus den selbstbefruchteten Samen bis 5.87 Inches. Welche Höhe die selbstbefruchteten Pflanzen der 2ten Generation erreichten, hat Darwin nicht ermittelt, in der 3ten Generation aber waren bei den auf verschiedene Weise angestellten Versuchen die selbstbefruchteten keineswegs kleiner, sondern nicht unerheblich grösser.

---

1) Burck, On the irritable stigmas of Torenia Fournieri and Mimulus luteus and on means to prevent the germination of foreign pollen on the stigma. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Proceedings Sept. 1901.

Die Vergleichung der gekreuzten mit den selbstbefruchteten Pflanzen kann bei *Mimulus* nicht in mehr als 3 Generationen fortgesetzt werden, weil, wie bald gezeigt werden wird, in der 4ten Generation eine andere Pflanze aufgetreten ist (a white Variety) mit anderen Eigenschaften, so dass der Versuch unterbrochen wurde. Insofern aber die 3 ersten Generationen eine Beurteilung zulassen, besteht kein Grund für die Meinung, dass *Mimulus luteus* durch Selbstbefruchtung an Kraft und Fruchtbarkeit zurückgeht. Der Versuch lehrt jedoch, dass sie von einer Kreuzung einen Vorteil zieht.

Solche Bemerkungen sind auch bei anderen Pflanzen zu machen.

Die Resultate der Versuche mit *Ipomoea* und *Mimulus* erscheinen jetzt in einem anderen Licht. Wir lernen sie kennen als Pflanzen mit herabgesetzter Fruchtbarkeit und Wachstumskraft, die sich der Kreuzung gegenüber ganz wie Gartenvarietäten verhalten. Wir werden jetzt sehen, dass der Zweifel an der Reinheit der Versuchspflanzen, erregt bei der Vergleichung der Ergebnisse mit denen, welchen aus der Kreuzung und Selbstbefruchtung reiner Pflanzen hervorgehen, vollkommen bestätigt wird durch die besonderen Erscheinungen, die während der Kultur aufgetreten sind und welche Darwin alle mit so bewundernswerter Genauigkeit beobachtet und ausführlich beschrieben hat, dass seine Notizen uns gestatten einen seltsam klaren Blick in die Natur seiner Versuchspflanzen zu werfen. Ich will hier eine Übersicht geben von Darwin's Notizen bezüglich einiger seiner Kulturpflanzen, einerseits um zu betonen, dass in der Tat viele dieser keine reinen Pflanzen waren, andererseits aber auch um klar zu stellen, dass Darwin in seinem Werke über die Kreuz- und Selbstbefruchtung eine ganze Reihe von den wertvollsten Beobachtungen niedergelegt hat, die für die Beurteilung der Natur der kultivierten und wild-

wachsenden Pflanzen von grösster Bedeutung sind.

Ipomoea purpurea. In Bezug auf *Ipomoea purpurea* teilt Darwin mit, dass die aus den Handelssamen erwachsenen Pflanzen, somit die Pflanzen der ersten Generationen in einem hohen Grade in der Nuance der purpurnen Farbe variierten; viele waren mehr oder weniger violett und dann und wann trat eine weisse Varietät auf.

In der Gruppe der gekreuzten Pflanzen behielten die Blüten bis in die letzte Generation die Eigenschaft des Variierens, obgleich in geringerem Grade, aber in der Gruppe der selbstbefruchteten waren die Blüten von der 7ten bis in die 10te Generation absolut von derselben Farbe, nämlich auffallend schöndunkel-purpurn. Diese dunkel-purpurne Varietät war, soweit Darwin sich erinneren konnte, nicht vor der 5ten oder 6ten Generation aufgetreten (pag. 59 u. 308).

Die Staubbeutel der selbstbefruchteten Pflanzen waren kleiner als die der gekreuzten. Dies wurde erst in der 7ten Generation beobachtet, konnte aber vielleicht auch schon früher aufgetreten sein; in der 8ten Generation waren die Staubgefässe der gekreuzten Pflanzen grösser und breiter und enthielten ungefähr zweimal so viel Blütenstaub als diejenigen der selbstbefruchteten Pflanzen derselben Generation.

In der 8ten Generation waren die ersten Blüten der selbstbefruchteten Pflanzen in hohem Grade steril; von 15 Blüten eines Individuums mit eigenem Blütenstaub belegt, fielen 8 ab, während von 15 Blüten einer gekreuzten Pflanze derselben Generation nur 1 abfiel.

In der 9ten Generation waren die meisten Blüten der selbstbefruchteten Pflanzen mehr oder weniger monströs und entfalteten sich nicht vollständig, indem 1 oder 2 Staubgefässe mehr oder weniger petaloid und mit der Krone verwachsen waren. Diese Erscheinung trat auch unter den gekreuzten Pflanzen auf, wurde aber da nur in einer einzelnen Blüte bemerkt.

In der 6ten Generation trat unter den selbstbefruchteten eine Pflanze auf, die, was zuvor noch niemals gesehen war, ihren Antagonisten an Höhe um ein weinig übertraf.

Mit den Samen dieser Pflanze — welche Darwin *„Hero"* nannte — wurden während 3 Generationen, die also mit der 7ten, 8ten und 9ten Generation der anderen Versuchspflanzen zu vergleichen waren, besondere Versuche gemacht. Es ergab sich, dass die Eigenschaften von *„Hero"* — grössere Wachstumskraft und Fruchtbarkeit — wodurch sie sich von allen Pflanzen der 6ten Generation unterschied, erblich waren, und weiter noch, dass sie auch in anderen sehr wichtigen Punkten von den übrigen abwich. Eine gegenseitige Kreuzung der Pflanzen der ersten Generation aus den Samen von *„Hero"* gab den Nachkommen keine Überlegenheit über die der selbstbefruchteten Exemplare, und eine Kreuzung der Pflanzen der zweiten Generation ebensowenig über die Pflanzen der dritten.

Wurden die Pflanzen der 2ten Generation gekreuzt mit dem Blütenstaube einer Pflanze anderer Herkunft (a fresh stock), dann war auch in einer solchen Kreuzung kein Vorteil gelegen; man konnte nicht sagen, dass die Nachkommen in irgend einer Hinsicht von denen der selbstbefruchteten Pflanzen verschieden waren. Darwin bemerkt hierzu, dass *„Hero"* sich in dieser Hinsicht vollkommen wie *Pisum sativum* und *Lathyrus odoratus* betrug. Hieroben habe ich behauptet, dass diese beide letzteren Pflanzen diese Eigenschaft dem Umstande danken, dass ihre Zellkerne von aller Vermischung mit fremden Elementen frei geblieben sind, und in Bezug darauf darf jetzt behauptet werden, dass aus Darwin's Versuchspflanze in der 6ten Generation der selbstbefruchteten, eine vollkommen reine Art hervorgekommen war.

Diese Erscheinungen weisen darauf hin, dass wir mit einer sehr unreinen Pflanze zu tun haben. Wären ihre

Samen in umfangreichere Kulturen ausgesäet worden, dann würden aller Wahrscheinlichkeit nach die Erscheinungen, die jetzt eine nach der anderen in verschiedenen Generationen an den Tag kamen, viel früher aufgetreten sein.

Die Neigung der Staubgefässe zum Abortieren, das Herabfallen der Blüten vor dem Fruchtansatz, die enorme Verschiedenheit in Farbe, das Auftreten von drei verschiedenen, von den anderen abweichenden Typen: der eine mit einer weissen Krone, der zweite mit schön-dunkelpurpurnen Blüten, der dritte mit grösserer Wachstumskraft, grösserer Fruchtbarkeit und „Unempfindlichkeit" für Kreuzung sind eben so viele Erscheinungen, die auf die zusammengesetzte Natur von *Ipomoea* hinweisen.

Die dunkel-purpurne Varietät, die sich erst in der 5ten oder 6ten Generation zeigte, wird gewiss auch als eine Pflanze hybridischer Natur aufgefasst werden müssen; die Erscheinung, dass ihre ersten Blüten so leicht abfallen und nicht weniger die Tatsache, dass sie aus einer Kreuzung Vorteil zieht, verraten ihre Natur.

Ipomoea purpurea ist also den Pflanzen zusammengesetzter Natur, womit Sageret, Wiegmann, Rawson, Herbert und andere ihre Kreuzungsversuche gemacht haben, gleich zu stellen.

Mimulus luteus trägt ebenso den Charakter einer hybridisierten Pflanze.

Die ersten, aus Handelssamen erwachsenen Exemplare variierten so stark in der Blütenfarbe, dass kaum zwei Individuen einander gleich waren. Man fand darunter alle Nuancen von gelb mit den verschiedensten purpurnen, karmoisinen, orangen oder kupferroten Flecken.

In den 3ten und 4ten Generationen trat unter den gekreuzten sowie unter den selbstbefruchteten Pflanzen eine Varietät hervor mit grossen Blüten, die fast weiss waren mit karmoisinen Flecken. Darwin nannte sie „the white variety". Sie nahm in den Kulturen bald an Anzahl

zu, so dass in der 6ten bis in der letzten oder 9ten Generation der selbstbefruchteten Pflanzen, jedes Individuum dieser Varietät angehörte.

Unter den gekreuzten Pflanzen — wo sie zuerst bemerkt war — wurde sie niemals so allgemein wahrgenommen. In den späteren Generationen variierten die Pflanzen noch immer sehr erheblich in der Farbe.

Die Ähnlichkeit in der Farbe in den späteren selbstbefruchteten Generationen war sehr auffällig; man könnte sagen, dass sie alle einander vollständig gleich waren, wenn nicht die karmoisin-roten Flecke in Farbe und Stellung differierten. Die weisse Varietät unterschied sich nicht nur durch die Blütenfarbe und Grösse der Krone, sondern auch in anderen Eigenschaften. Vom Anfang an war sie um etwas fruchtbarer bei der Bestäubung mit dem eigenen Pollen, und in den folgenden Generationen nahm die Selbstfertilität noch zu und übertraf sie bei weitem die der gekreuzten Pflanzen. In der 6ten Generation wurden die gekreuzten und die selbstbefruchteten Pflanzen unter einem Netze der Selbstbestäubung überlassen; die selbstbefruchteten brachten viel mehr Früchte hervor als die anderen, im Verhältnis von 147 : 100.

Die „white Variety" war also eine Pflanze mit ganz anderen Eigenschaften.

In den 5ten, 6ten und 7ten Generationen waren die selbstbefruchteten Pflanzen viel kräftiger als die gekreuzten Antagonisten, im Verhältnis von resp. 100 : 126, 100 : 147 und 100 : 137.

Darwin vergleicht die weisse Varietät von *Mimulus* mit „*Hero*" von *Ipomoea;* in vielen Hinsichten stimmen sie auch mit einander überein. Indem aber „*Hero*" in den folgenden Generationen in allen Eigenschaften vollkommen konstant blieb, war dies mit der weissen Varietät von *Mimulus* nicht der Fall. Nicht nur variierten, wie gesagt, die Blüten noch in der Farbe und Stellung der Flecken,

sondern die Pflanze verhielt sich noch verschieden wenn die selbstbefruchteten Pflanzen unter sich gekreuzt wurden.

Als er sie das erste Mal kreuzte (selbstbefruchtete Pflanzen der 6ten Generation) und die daraus entstandenen Pflanzen mit derselben Generation der selbstbefruchteten verglich, ergab sich, dass die Kreuzung den Nachkommen keinen Vorteil brachte, vielmehr einen Nachteil, denn die gekreuzten Pflanzen waren weniger fruchtbar und verhielten sich an Höhe zu den selbstbefruchteten der 7ten Generation wie 100 : 110. Bei einem zweiten Versuch aber, den Darwin mit Pflanzen der 8ten Generation anstellte, war das Umgekehrte der Fall; jetzt waren die gekreuzten Pflanzen fruchtbarer als die selbstbefruchteten der 9ten Generation und etwas grösser im Verhältnis von 100 : 92. Die weisse Varietät war also eine sehr sonderbare Pflanze, für welche die Kreuzung das eine Mal vorteilhaft, das andere Mal nachteilig war.

Meiner Meinung nach kann dies nur die Folge von Gameten verschiedener Natur sein und war sie also noch immer eine Hybride, während „*Hero*" eine reine Art genannt werden kann.

Bei der Beurteilung der Kreuzungsversuche mit *Mimulus luteus* muss also der Tatsache Rechnung getragen werden, dass in den 3 ersten Generationen die relative Fruchtbarkeit und Wachstumskraft von gekreuzten und selbstbefruchteten Pflanzen, welche beiderseits in der Nuance der Farbe und den Flecken der Blüte ungefähr in demselben Grade variierten, mit einander verglichen wurden, dass aber nach der 4ten und zumal nach der 6ten Generation in den Kulturen einander gegenüber standen: an der Seite der gekreuzten solche Pflanzen, die mehrenteils noch denen der ersten Generationen ähnlich waren, d. h. variierend in der Nuance von gelb und mit den verschiedensten purpurnen, karmoisin-roten, orangen, und kupferroten Flecken und an der anderen Seite (die der selbstbefruchteten),

Pflanzen mit ganz anderen Eigenschaften: weisse Blütenfarbe mit karmoisin-roten Flecken, grösserer Krone, grösserer Fruchtbarkeit und mehr Wachstumskraft. Von der 7ten Generation an war sie die einzige Form unter den selbstbefruchteten Pflanzen. Jetzt, da man weiss, dass die Differenzen in äusserlichen Eigenschaften auf Differenzen in der Zusammensetzung des Kernes hinweisen, würde man einen solchen Versuch, mit dem Zwecke die Bedeutung der Kreuzbefruchtung in ihrem Verhältnis zur Selbstbefruchtung zu studieren, nicht mehr machen.

Darwin machte schliesslich noch einen Versuch mit einer ganz anderen Pflanze (a fresh stock) aus einem Garten in Chelsea, mit gelben Blüten und roten Flecken und bekam nach Kreuzung dieser mit der weissen Varietät eine gelbe Hybride (weil Chelsea dominierte), deren Kraft und Fruchtbarkeit mit der der weissen Varietät und mit der der unter sich gekreuzten Exemplare der weissen Varietät verglichen wurden.

Diese drei Pflanzen hatten also alle verschiedene Eigenschaften.

Deswegen habe ich hieroben bei der Besprechung der Frage, ob der Versuch mit *Mimulus luteus* die Überlegenheit der gekreuzten Pflanzen an den Tag gefördert hat, nur mit den Versuchsergebnissen der 3 ersten Generationen gerechnet.

Ich kann mich jetzt bei dem Nachweis, dass auch die andern Versuchspflanzen Darwin's hybridisierter Natur waren, kurz fassen und werde darüber nur einige weinige Notizen folgen lassen.

Digitalis purpurea. Eine wild-wachsende Pflanze. Die selbstbefruchteten Pflanzen der ersten Generation waren so ausserordentlich schwach, dass von den 17 Exemplaren nicht weniger als 9 starben, während von den 17 gekreuzten keine einzelne zu Grunde ging. Indem nun

weiter die gekreuzten Exemplare im Durchschnitt 4 schöne Inflorescenzen pro Pflanze hervorbrachten, trugen die selbstbefruchteten nur 1.87, welche ausserdem sehr schwach waren.

Diese so ausserordentlich schwachen und wenig fruchtbaren Nachkommen schon das erste Mal, als die Pflanze mit dem eigenen Pollen befruchtet wurde, erregen Zweifel über die Frage ob diese *Digitalis* eine normale Pflanze war und ob wir hier nicht mit einer ungemein schwachen Hybride zu tun haben, die die Selbstbefruchtung gar nicht ertragen konnte, wie das von vielen Bastarden bekannt ist. Diese Voraussetzung wird desto wahrscheinlicher als aus einem zweiten Versuch, von Darwin gemacht, mit einem anderen Exemplar aus seinem eigenen Garten, diese ungemeine Empfindlichkeit für Selbstbefruchtung nicht bestätigt wurde.

Iberis umbellata. Über den Versuch mit *Iberis*, namentlich die Kreuzung mit „a fresh Stock" muss bemerkt werden, dass die Antagonisten in Eigenschaften erheblich differierten. Die selbstbefruchteten Exemplare waren Nachkommen einer Pflanze mit karmoisin-roten Blüten, die gekreuzten, Nachkommen einer Kreuzung dieser mit einer violette Blüten tragenden Pflanze, welche letztere Farbe in der 1sten Generation dominierte.

Dianthus caryophyllus. Der Bastard-Charakter dieser Pflanze kam am klarsten an den Tag in der 4ten Generation der selbstbefruchteten Pflanzen durch das Auftreten einer Pflanze mit bleich-violetten Blüten, während die gekreuzten Pflanzen in der Blütenfarbe stark variierten; die meisten waren gestreift mit mehr oder weniger karmoisin-roter Grundfarbe. Eine der Versuchspflanzen (a fresh Stock) war dunkel-karmoisin.

Die Mutterpflanze war an Fruchtbarkeit durch die Hybridisation nicht erheblich zurückgegangen. Sie war der Protandrie wegen zur Selbstbefruchtung nicht im stande,

ergab jedoch bei absichtlicher Selbstbestäubung 82 Samen pro Frucht, während die durch Kreuzung erhaltenen Früchte 88.6 Samen enthielten. Die Superiorität der gekreuzten Samen zeigte sich in der 3ten Generation nicht durch einen Unterschied an Höhe, sondern durch einen sehr erheblichen Unterschied an Gewicht.

Petunia violacea. Die Blüten der Mutterpflanze hatten eine schmutzig-purpurne Farbe. In der 5ten Generation der selbstbefruchteten Pflanzen hatten alle Exemplare Blüten von absolut ähnlicher Fleischfarbe, auffällig verschieden von denen der Mutterpflanze. In welcher Generation diese Farbe zuerst sich zeigte ist nicht bekannt. Die der gekreuzten Pflanzen der korrespondierenden Generation zeigten auch wohl dieselbe Fleischfarbe, doch variierten mehr; einige waren sehr bleich, fast weiss. Die fleischfarbigen selbstbefruchteten Pflanzen hatten noch eine besonders auffällige gleiche Höhe. Meiner Ansicht nach sind die grossen Unterschiede, welche sich in den Kreuzungsversuchen der verschiedenen Generationen zeigten, nur durch die Annahme zu erklären, dass die Pflanzen, womit gekreuzt wurde, jede ihre besonderen, mehr oder weniger von den anderen abweichenden Eigenschaften besassen.

Lobelia ramosa var. Snow-flake verrät ihre Bastardnatur durch die pollenlosen Antheren in einer Anzahl Exemplare zumal unter den selbstbefruchteten Pflanzen.

Cyclamen persicum und die Gartenvarietät von Viola tricolor waren fast eben so steril bei Selbstbefruchtung wie die *Hippeastrum*-Bastarde Herbert's.

Anagallis collina var. grandiflora gab bei Kreuzung noch schlechtere Resultate als bei Selbstbefruchtung; nur bei Kreuzung der roten Varietät mit einer blauen waren die Resultate besser.

Auch noch von anderen der von Darwin für seine Kulturversuche ausgewählten Pflanzen bekommt man den Eindruck, dass, wenn die Versuche mehrere Generationen

hindurch fortgesetzt wären, die Bastardnatur ans Licht getreten wäre.

Der Gesammteindruck, den man bekommt bei der Überlegung der Ergebnisse der Kreuzungs- und Selbstbefruchtungsversuche in dieser Kategorie von Pflanzen ist dieser, dass sie alle durch die Bastardierung an Fruchtbarkeit, Stärke und Wuchshöhe zurückgegangen waren und dass, wenn die Nachkommen der selbstbefruchteten Pflanzen gegen die durch Kreuzung entstandenen zurückblieben, dies nicht den Folgen der Selbstbefruchtung sondern denen der Hybridisation zugeschrieben werden muss.

Die aus einer Kreuzung hervorgegangene Pflanze verfügt nicht mehr über die Wachstumskraft, Fruchtbarkeit und Stärke der Eltern. Das Zusammenwirken der bei der Selbstbefruchtung zusammenkommenden Pollen- und Eizellkerne erfährt durch die vielen und gleichnamigen Differenzpunkte eine mehr oder weniger erhebliche Störung. Die Kernchromosome passen nicht mehr auf einander, weder bei der Bildung des Keimkernes und im vegetativen Leben des Individuums, noch auch später im bivalenten Stadium bei dem Austausch der Anlagen, vor der Bildung der Sexualzellen. Bei einer Kreuzung aber mit andersgearteten Abkömmlingen aus derselben ursprünglichen Kreuzung wird der Mangel an Zusammenwirkung teilweise dadurch aufgehoben, dass die Differenzpunkte nicht mehr gleichnamige sind. Die Abkömmlinge gewinnen dadurch zum Teil ihre verloren gegangene Kraft und Fruchtbarkeit zurück.

Unter Darwin's Versuchspflanzen giebt es viele, deren Bastardnatur uns nicht wundern kann, weil sie zu den Kultur- und Gartenvarietäten gerechnet werden müssen, aber doch auch andere, die niemals in Kultur genommen und absichtlich gekreuzt worden sind. Die Versuche leh-

ren uns also, dass unter den wild-wachsenden Pflanzen ziemlich viele angetroffen werden, welche Arten genannt werden, ihre Entstehung jedoch Kreuzungen verdanken.

Dass sie ihren Bastard-Charakter nicht unmittelbar verraten, muss dem Umstande zugeschrieben werden, dass sie äusserlich als reine Arten erscheinen und ihre gegenseitigen Unterschiede so gering sind, dass wir glauben können, sie fallen innerhalb der Grenzen der individuellen Variabilität, während sie zwar an Fruchtbarkeit und an Kraft zurückgegangen sind, jedoch nur in einem relativ so geringen Grade, dass sich dieses erst zeigt, wenn sie in vergleichenden Kulturen daraufhin untersucht werden. Die Naturforscher, die sich mit der Frage über das Vorkommen von Bastard-Verbindungen in der freien Natur beschäftigen, differieren erheblich in ihrer Meinung über den Einfluss, den die Bastardierung auf den Formenreichtum in den verschiedenen Gattungen ausgeübt hat. Ich glaube, dass einerseits Darwin's Versuche und andererseits Tschermak's Untersuchungen über Kryptohybridismus zu der Annahme berechtigen, dass die Bastardierung eine in der freien Natur sehr verbreitete Erscheinung ist, und es drängt sich die Frage in den Vordergrund, ob nicht neben Tschermak's Kreuzungsversuchen auch vergleichende Kulturversuche im Sinne derjenigen Darwin's Empfehlung verdienen um die wild-wachsenden Pflanzen auf ihre Reinheit zu prüfen.

Wenn wir dasjenige, was wir hier bemerkt haben, zusammenfassen, so kommen wir zum Schlussergebnis, dass Darwin's 1859 geäusserte Vermutung, dass es ein Naturgesetz sein sollte, dass kein organisches Wesen sich eine unbegrenzte Anzahl von Generationen hindurch durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag, sondern, dass gelegentliche Kreuzung unerlässliche Bedingung für dauernde Forterhaltung sei, nicht bestätigt worden ist.

Die neueren Einsichten über die Befruchtung und Bastardierung gestatten einen anderen Blick auf Darwin's Versuchsergebnisse mit aus gekreuzten und selbstbefruchteten Samen erwachsenen Pflanzen. Sie lehren uns, dass seine Versuchsobjekte zu zwei Kategorien von Pflanzen zu bringen sind. Zu der ersteren gehören solche Pflanzen, die während des Blühens der Gefahr ausgesetzt sind, dass fremder Pollen auf die Narbe abgesetzt wird, was zur Verunreinigung des Zellkernes oder Bastardierung Veranlassung geben kann, infolge dessen die Pflanze ihre Artmerkmale verliert, während ihre Kraft und Fruchtbarkeit vermindern.

Kreuzungen dieser Bastarde mit einem der Stammeltern oder mit einem etwas anders gearteten Nachkömmling desselben Bastards können die verminderte Kraft und Fruchtbarkeit teilweise wieder herstellen. Solche Pflanzen geben also bei Selbstbestäubung schwächere und weniger fruchtbare Nachkommen als bei gegenseitiger Kreuzung; Darwin's Versuchspflanzen, welche aus der Kreuzung einen Vorteil hatten, waren bastardierte Pflanzen.

Zu der zweiten Kategorie gehören diejenigen Pflanzen, die sich mehr oder weniger den Kleistogamen anschliessen, welche letztere fortwährend sich selbst befruchten, deren Zellkerne demzufolge von aller Verunreinigung frei blieben. Diese behalten von Generation zu Generation ihre spezifischen Eigenschaften, Kraft und Fruchtbarkeit. Die Selbstbefruchtung, statt der Pflanze schädlich zu sein, ist allein imstande ihr die Erhaltung ihrer Eigenschaften zu gewähren.

Darwin's Fehler beim Ausgangspunkt seiner Studien lässt sich schon in der Konstruktion des Satzes worin er seine Ansichten formulierte, nachweisen: „I have collected so large a body of facts, and made so „many experiments, showing, in accordance „with the almost universal belief of breeders,

„that with animals and plants a cross between „different varieties, or between individuals of „the same variety but of another strain gives „vigour and fertility to the offspring; and on „the other hand, that close interbreeding dimi-„nishes vigour and fertility; that these facts „alone incline me to believe that it is a general „law of nature that no organic being fertilises „itself for a perpetuity of generations; but that „a cross with another individual is occasionally „— perhaps at long intervals of time—indispen-„sable" [1]. Die Praemissen lassen — wie man sieht — in der Schlussfolgerung nicht die Wörter „organic being", sondern nur das Wort „Variety" (im Sinne von Gartenvarietät oder Bastard) zu. Stellen wir das letztere Wort an die Stelle von „organic being", dann erkennen wir in dem Satz eine sehr grosse Ähnlichkeit mit dem, in welchem 1849 Gärtner seine Beobachtungsergebnisse zusammenfasste: „dass durch die weiteren Selbstbefruchtungen..... bei den Bastarden, selbst bei den fruchtbarsten.... die Zeugungskraft nach und nach abnimmt und das Decrepidiren eintritt, bis sie endlich steril werden und ausgehen". Darwin's Experimente lehren uns dann, dass dieser Meinung keine ausschliessliche Gültigkeit beizumessen ist, und dass die Tatsache, ob die Bastarde bei der Selbstbestäubung zuletzt aussterben oder sich behaupten können, aller Wahrscheinlichkeit nach von der Art der Bastardierung abhängig ist. Die gewöhnliche Gartenvarietät von *Viola tricolor* z. B., womit Darwin seine Versuche gemacht hat, stirbt bei der Selbstbefruchtung schon in wenigen Generationen aus; die Versuche mit *Ipomoea purpurea* geben aber Veranlassung zu glauben, dass die Nachkommen sich behaupten können.

1) Origin of Species, p. 76.

II.

Über die Frage, ob die Struktur der Blüten auf eine Versicherung der Kreuzbefruchtung hinweist.

Aus dem vorigen Abschnitt ist also hervorgegangen, dass die Meinung, dass eine gegenseitige Kreuzbefruchtung einen Vorteil vor der Selbstbefruchtung voraus hätte, nur für bastardierte Pflanzen gültig sein kann. Es drängt sich darum selbstverständlich jetzt die Frage in den Vordergrund, wie sich dann die verschiedenen Blüteneinrichtungen, die man bis jetzt geglaubt hat nur als besondere, unter der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl im Kampf ums Dasein erworbene Anpassungen zur Versicherung der Kreuzbefruchtung deuten zu können, sich erklären lassen. Bevor ich dazu übergehe auf diese Frage näher einzugehen, möchte ich auf den erheblichen Unterschied aufmerksam machen zwischen den in der Blütenbiologie allgemein vorherrschenden Anschauungen und Darwin's Ansichten. Ich achte dies von desto grösser Wichtigkeit da — wenn ich mich nicht irre — die Meinung ganz allgemein verbreitet ist, dass die Blütenbiologie auf Darwin's Ansichten, Beobachtungsergebnissen und Experimenten gegründet ist. Dies ist aber nur in sofern richtig, dass die Blütenbiologie auf Darwin's ursprüngliche, am Anfang seiner vieljährigen Studien über die Notwendigkeit der

gelegentlichen Kreuzung geäusserten Vermutung gegründet worden ist. Darwin aber ist auf dem im Jahre 1859 eingenommenen Standpunkt nicht stehen geblieben und hat über die beiden wichtigen Fragen, ob kein organisches Wesen sich auf die Dauer durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag und ob die Struktur der Blüte auf eine Versicherung der Kreuzbefruchtung hinweist, in den späteren Jahren andere Ansichten gewonnen.

Die Blütenbiologie hat dieser Tatsache keine Rechnung getragen. Ausgegangen von der im Jahre 1859 geäusserten Vermutung hat sie sich den weiteren Ansichten Darwin's nicht mehr angeschlossen und ist, unabhängig von dem grossen Denker, ihren eigenen Weg gegangen, sich dabei mehr und mehr von ihm entfernend.

Durch seine vielumfassenden Beobachtungen und Kulturversuche, gewann Darwin einen stets tieferen Blick in die Fortpflanzungsverhältnisse, die ihm gestatteten die beiden Fragen stets schärfer zu formulieren. Sie lehrten ihn, dass der Selbstbefruchtung eine viel umfangreichere und wichtigere Rolle zukommt als er sich vorher vorgestellt hatte. Die im Jahre 1859 und auch noch im Jahre 1862 ausgesprochene Vermutung „Nature abhors perpetual Self-fertilisation" finden wir in seinen späteren Werken nicht wieder.

Die vergleichenden Kulturversuche mit aus gekreuzten und selbstbefruchteten Samen erwachsenen Pflanzen führten ihn zu der Ansicht, dass wenn auch bei der ersten Kreuzung die schädlichen Folgen der Selbstbefruchtung an den Tag treten, doch nicht gesagt werden kann, dass die Pflanzen durch Selbstbefruchtung immer mehr zurückgehen. „There is no evidence at present, that the fertility of plants goes on diminishing in successive self-fertilised generations, although there is some rather weak evidence that this does occur with respect to their height or growth.

(Cross- and Self-fert. p. 327"). Der bekannte, ganz unbegründete Hermann Müllersche Satz „dass es mit allen bis jetzt bekannt gewordenen Tatsachen „verträglich sei, dass bei allen Pflanzen ohne Ausnahme „aus Selbstbestäubung hervorgegangene Nachkommen, so „oft sie mit aus Fremdbestäubung hervorgegangenen „derselben Art um die Daseinsbedingungen kämpfen müs- „sen, schliesslich unterliegen", [1]) welcher Satz die Grundlage der Hermann Müllerschen Blütenbiologie geworden ist, ist niemals von Darwin ausgesprochen worden.

Statt die Selbstbefruchtung nur als Not- oder Zwangsbefruchtung bei ausbleibendem Insektenbesuch aufzufassen, zeigte Darwin, dass viele Pflanzen spezielle Anpassungen zur Versicherung der Selbstbefruchtung besitzen.

„The means for favouring cross-fertilisation „and preventing self-fertilisation, or conversely „for favouring self-fertilisation and preventing „to a certain extent cross-fertilisation, are won- „derfully diversified" (p. 446).

Selbst spricht er von der Möglichkeit, dass selbstbefruchtete Pflanzen von *Ipomoea* und *Mimulus*, wenn sie um die Daseinsbedingungen mit gekreuzten Pflanzen zu kämpfen haben, die letzteren an Üppigkeit übertreffen können.

„From the tallness of this variety, (of *Mimulus* „*luteus*) the self-fertilised plants exceeded the „crossed plants in height in all the generations „from the fifth to the seventh inclusive, and no „doubt would have done so in the later genera- „tions, had they been grown in competition with „one another. If the seeds produced by „*Hero*" „had been as greatly in excess of those produced „by the other plants, as was the case with *Mi-*

---

1) Hermann Müller. Befruchtung der Blumen. 1876. pag. 20.

„*mulus*, and if all the seeds had been mingled „together, the offspring of „*Hero*" would have in„creased to the entire exclusion of the ordinary „plants in the later self-fertilised generations, „and from naturally growing taller would have „exceeded the crossed plants in height in each „succeeding generation" (p. 80).

Geht schon hieraus der erhebliche Unterschied zwischen Darwin's Ansichten und den blütenbiologischen Anschauungen über das Verhältnis von Kreuzung und Selbstbefruchtung hervor, so giebt das folgende Zitat eines der eifrigsten Vertreter der Müllerschen Blumentheorie [1], da wo er spricht über die Kleistogamie der Anonaceen und anderen Pflanzen am besten an, wie weit wohl die neuere Blütenbiologie sich von Darwin entfernt hat: „aber da „auch deutliche Einrichtingen für Allogamie nicht zu „leugnen sind, hätte bewiesen werden müssen, dass die „geschlossen bleibenden *Anonaceen*- und *Myrmecodia*-Blüten „unter allen Umständen nur mit eigenem Pollen frucht„bar, für den Pollen aller anderen Individuen gleicher „Spezies jedoch steril sind. Solange Burck diesen Beweis „durch direkte Bestäubungsversuche nicht erbringt, muss „ich bei meiner bisherigen Auffassung stehen bleiben; „nur auf jenem Wege liesse sich meiner Ansicht nach „die Veranlagung der kleistopetalen Blüten zu ausschliess„licher Selbstbestäubung nachweisen"!

Auch über die Trennung der Geschlechter als eine durch die Pflanze allmählig erworbene Anpassung zur Versicherung der Kreuzung und Verhinderung der Selbstbefruchtung ist Darwin in den späteren Jahren zu einer anderen Ansicht gekommen, während die Frage, ob der Dichogamie die wichtige Bedeutung beizulegen ist, welche

1) E. Loew, Bemerkungen zu „Burck, Mutation als Ursache der Kleistogamie". Biol. Centrallbl. Bd. XXVI, 1906, pag. 164.

er ihr vorhin glaubte zuschreiben zu müssen, später von Darwin nicht mehr unbezweifelt angenommen wurde. Die Annahme, dass die Selbststerilität eine allmählich zur Verhinderung von Selbstbefruchtung erworbene Eigenschaft sei, wurde später von Darwin entschieden zurückgewiesen. Er betrachtete sie vielmehr als ein beiläufiges, von den äusseren Bedingungen, denen die Pflanze ausgesetzt gewesen ist, abhängiges Resultat.

In der Tat glaubte Darwin am Ende seiner vieljährigen Studien zwar noch wohl immer, dass eine Kreuzung zwischen getrennten Individuen auf verschiedene Weise befördert wird; die Meinung aber, dass die Struktur der Blüten im allgemeinen auf eine Versicherung der Kreuzung hinweist, hatte er doch wo nicht vollständig, doch grösstenteils preisgegeben.

Die Beobachtungen und Überlegungen, welche Darwin dazu geführt haben seine ursprünglichen Ansichten zu erweitern, will ich hier kurz erwähnen und meine Bemerkungen über einige Blüteneinrichtungen, welche man bis jetzt glaubte nur als besondere Einrichtungen zur Versicherung der Kreuzbefruchtung deuten zu können, hinzu fügen.

Ich möchte mich aber dabei beschränken auf die **Diklinie, Herkogamie** und **Dichogamie.**

Die Ursachen, welche zu der **Selbststerilität** und **Heterostylie** geführt haben, möchte ich ganz unbesprochen lassen, indem, meiner Ansicht nach, diese beiden wichtigen Erscheinungen nicht zur Klarheit gebracht werden können, bevor durch eingehende experimentelle Versuche die heterostylen und selbststerilen Pflanzen auf ihre Gametenreinheit geprüft worden sind.

Hinsichtlich der **Nektarabsonderung** möchte ich hinweisen auf meine vorläufige Mitteilung über diesen Gegenstand [1])

---

1) On the influence of the nectaries and other sugar containing tissues in the flower on the opening of the anthers. Recueil Vol. III, 1906.

worin ich versucht habe klar zu legen, dass den zuckerführenden Geweben in der Blüte, ausser ihrer hohen Bedeutung für die Bestäubung durch die Insekten, entschieden mehrere wichtige Eigenschaften beigelegt werden müssen. Erstens wurde an Bonnier's Versuche erinnert, die darauf hinweisen, dass bei sehr vielen Pflanzen die zuckerführenden Gewebe zur Ernährung der Frucht dienen und zweitens gezeigt, dass sie bei den meisten anderen Pflanzen das zur rechten Zeit aufspringen der Antheren besorgen, unabhängig von dem hygroscopischen Zustande der Luft. Diese beiden Eigenschaften — womit aber das letzte Wort über die Bedeutung der Nektarien für die Pflanze noch nicht ausgesprochen ist — machen es wahrscheinlich, dass der Besitz zuckerführender Gewebe schon lange eine konstante Eigenschaft der Blüte war, bevor von einer Anpassung an Insekten die Rede sein konnte und dass dieselben unahhängig von einer Anpassung an Insekten entstanden, in ihrer weiteren Ausbildung mit derjenigen der Sexualorgane gleichen Schritt gehalten haben müssen. Die Absonderung eines zuckerführenden Saftes nach aussen, so wie die Quantität desselben ist, wie Bonnier uns gelehrt hat, von den äusseren Bedingungen, welchen die Pflanzen ausgesetzt sind, abhängig.

Hinsichtlich der Trennung der Geschlechter oder **Diklinie** hat Darwin bekanntlich im Jahre 1859 in der „Origin of Species" (pag. 74) eine Darstellung gegeben von der Weise, wie er meinte, dass dieselbe unter der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl aus dem Hermaphroditismus hervorgegangen sein könnte. Ausgehend von der Meinung, dass bei kultivierten Pflanzen, welche unter neue äussere Bedingungen gestellt werden, bisweilen die männlichen oder die weiblichen Organe mehr oder weniger impotent werden, glaubte Darwin, dass, wenn eine solche

Hinneigung zur Impotenz in der freien Natur eingetreten sein möchte, als der Blütenstaub schon regelmässig von der einen Blüte zur anderen getragen wurde, dieselbe schliesslich zu einer vollständigen Trennung der Geschlechter führen konnte, indem die dadurch zustandekommende Arbeitsteilung für die Pflanze vorteilhaft war. Darwin wurde später noch in seiner Auffassung, dass die Diklinie vor dem Hermaphroditismus einen grossen Vorteil voraus hätte, bestärkt als er fand, dass bei einigen Pflanzen die weiblichen Individuen fruchtbarer waren als die zweigeschlechtlichen. Da die Produktion einer grösseren Menge von Samen für viele Pflanzen von hoher Bedeutung ist, glaubte er, dass die grössere Fruchtbarkeit dieser Blüten die wahrscheinliche Ursache des Entstehens weiblicher Individuen neben zwittrigen sein könnte. [1])

In den späteren Jahren aber [2]) neigte Darwin sich mehr der Meinung hin, dass die Diöcie die ursprüngliche Eigenschaft der Pflanzen sei, aus der der Hermaphroditismus hervorgegangen sei und stellte er den grossen Nutzen der Diklinie in Abrede. Von der Annahme ausgehend, dass die entomophilen aus anemophilen Pflanzen sich entwickelt haben, glaubte Darwin, dass die diöcischen Pflanzen in monöcische und diese in hermaphroditische übergegangen seien. Dass die Descendenten ursprünglich diöcischer Pflanzen, die von einer regelmässigen Kreuzung ganz ver-

---

1) Different forms of flowers p. 306.

Diese Ansicht ist durch die späteren Untersuchungen von Errera und Gevaert (Bull. de la Soc. bot. de Belgique XVII. (1878) pag. 135) und von Schulz (Beiträge Bibliotheca botanica Bd. III pag. 54) nicht bestätigt worden. Vergl. Die Mutation als Ursache der Kleistogamie pag. 99 und Correns, Zur Kenntnis der Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihrer Beeinflussbarkeit. Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XLIV. Heft 1, 1907, pag. 157—160.

2) Cross- and Self-fertilisation Second edition. Chapt. X.

sichert waren, dennoch in hermaphroditische umgewandelt worden sind, wodurch sie der Gefahr ausgesetzt wurden mannichfach sich selbst zu befruchten, versuchte er dadurch zu erklären, dass sie, besonders so lange sie anemophil waren, nicht immer befruchtet wurden.

Die rudimentären Staubgefässe in der weiblichen, so wie das rudimentäre Pistil in der männlichen Blüte von *Lychnis dioica* und sehr vielen anderen Pflanzen, deuten aber offenbar darauf hin, dass nachher wiederum eine umgekehrte Umwandlung von zwittrigen in diöcische Pflanzen stattgefunden hat. Solch eine Umwandlung würde aber nicht zustande gekommen sein, wenn nicht die Kreuzung schon versichert gewesen wäre. Warum aber die Trennung der Geschlechter vorteilhaft war für die Art, wenn sie schon von einer Kreuzbefruchtung ganz versichert war, ist — so sagt Darwin — nicht zu erklären. (p. 414).

Obgleich Darwin wohl annehmen musste, dass die Diklinie eine vorteilhafte Eigenschaft sei, da sie sich sonst nicht erklären liess, war es ihm doch keinesweges klar, worin der Vorteil der Einrichtung gelegen war; er sah darin ebensowohl eine schädliche als eine vorteilhafte Seite. Von dem einen Gesichtspunkt aus konnte er sie vorteilhaft nennen, vom anderen aus schädlich. Der Vorteil — so bemerkt er — dass sie der Kreuzung versichert sind, wird bei den Anemophilen auf Kosten eines enormen Überflusses an Pollen gewonnen und bei den Anemophilen und Entomophilen beiden auf Kosten der Gefahr, dass die Befruchtung bisweilen gar nicht zustande kommt. Ausserdem produziert die eine Hälfte der Individuen keine Samen „and this might possibly be a disadvantage".

In meiner Abhandlung über die Mutation als Ursache der Kleistogamie [1]) habe ich darauf hingewie-

1) Recueil des Travaux botaniques Néerlandais. Vol. II. 1905, pag. 130.

sen, dass alle Pflanzen, welche Blüten verschiedener Grösse und Gestaltung hervorbringen, die ich „Diaphoranthen" genannt habe: die gyno- und andro-monöcischen, die gyno- und andro-diöcischen, die Formen mit zweierlei hermaphroditischen Blüten, die Formen mit zwitterigen und ungeschlechtlichen Blüten, die Formen mit einfachen und gefüllten Blüten, die triöcischen, und diejenigen unter den wirklich diöcischen, welche ihr Entstehen aus hermaphroditischen verraten, in so vielen Hinsichten mit einander übereinstimmen, dass sie aller Wahrscheinlichkeit nach alle ebenso wie die Kleistogamen, ihr Entstehen einer Mutation zu danken haben. Die männlichen und weiblichen Formen der andro- und gyno-diöcischen und der echten diöcischen Pflanzen wären dann, ihrer Entstehung nach, mit den konstanten kleistogamen Varietäten der *Anonaceen* und *Orchideen* und die andro- und gyno-monöcischen Formen der *Labiaten, Sileneen, Umbelliferen,* u. a. Diaphoranten mit den kleistogamen Zwischenrassen zu vergleichen.

In einer späteren Arbeit über die *Umbelliferen* [1]) habe ich betont, dass die Zwischenrassen verschiedener Art sein konnten. Die Beobachtungen an den andro-monöcischen Umbelliferen machen es sehr wahrscheinlich, dass sie alle Zwischenrassen, in denen die hermaphroditische Blüte in dem semi-latenten Zustand verkehrt, gleich zu stellen sind, während meine vorläufigen Beobachtungen an der gyno-monöcischen *Satureia hortensis* darauf hinwiesen, dass sie sich vergleichen liess mit einer Zwischenrasse in der die Anomalie — die weibliche Blüte — im semi-latenten Zustand sich befindet. [2])

---

1) Burck, On plants which in the natural state have the character of eversporting varieties in the sense of the mutation theory. Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Amsterdam, 1906.

2) Die von mir kultivierte *Satureia* fängt mit dem Hervorbringen hermaphroditischer Blüten an, um danach, wenn die Pflanze

Auch Correns nimmt an, dass die verschiedenen Geschlechtsformen einer gyno-diöcischen Pflanze durch Mutation entstanden sind (1907 S. 127) jedoch differieren wir

---

erstarkt ist, unter den zweigeschlechtlichen, einige weiblichen Blüten auftreten zu lassen, welche allmählich wieder verschwinden, so dass die Pflanze am Ende ihrer Blütenperiode wiederum ausschliesslich zwitterige Blüten hervorbringt. Sie zeigt also in der Periodizität der Ausbildung der Anomalie eine sehr grosse Ähnlichkeit mit *Trifolium pratense quinquefolium*, *Rannuculus bulbosus semiplenus*, *Plantago lanceolata ramosa* und anderen von de Vries beschriebenen Zwischenrassen.

Aus den Arbeiten von Correns (Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. XXII 1904 S. 506; Bd. XXIII 1905 S. 452; Bd. XXIV 1906 S. 459 und Jahrb. f. wissensch. Botanik Bd. XLIV 1907, Heft 1) geht hervor, dass nicht immer die Periodizität so schön an den Tag tritt und dies hat — obgleich es zu erwarten war — zu einem Missverständnis geführt. Die gyno-monöcischen Satureia-Stöcke aus dem botanischen Garten zu Leipzig waren viel reicher an weiblichen Blüten als die meinigen; sie näherten sich mehr den weiblichen Formen, während die meinigen sich den zwittrigen näherten. Bei meinen Pflanzen war die Zahl der weiblichen Blüten immer nur ein beträchtlich geringes Prozent aller Blüten zusammen; oft trug das ganze Individuum nicht mehr als 1—4 weibliche Blüten und höchstens 44 % der ganzen Anzahl der sich an dem selben Tag öffnenden Blüten, wie aus der folgenden kurzen Übersicht hervorgeht.

10 Aug.	12 Aug.	14 Aug.
43 zw. + 5 w.	59 zw. + 2 w.	56 zw. + 7 w.
72 + 5	82 + 12	46 + 0
37 + 4	58 + 5	54 + 8
44 + 3	37 + 29	12 + 11
28 + 0	30 + 1	40 + 0

21 Aug.	23 Aug.	25 Aug.
11 zw. + 0 w.	8 zw. + 0 w.	10 zw. + 0 w.
57 + 1	38 + 0	41 + 0
35 + 0	22 + 0	18 + 2
18 + 5	14 + 1	4 + 0
38 + 0	43 + 0	39 + 0

in unseren weiteren Anschauungen darüber. „Mit dem Nachweis" — so sagt er — dass die Geschlechtsformen „Mutanten" sind, werden selbstverständlich alle die verschiedenen „biologischen" Theorien über ihre Entstehung, die seit H. Müller aufgestellt wurden, noch nicht oder nur teilweise widerlegt.

„Es ist ja nur die Frage, wie sie entstanden sind,

Correns sagt, dass seine gynomonöcischen Stöcke zunächst „fast" rein zwitterig sind (die meinigen waren von 20 Juli bis in die ersten Tagen des August ausschliesslich zwitterig), dass aber nach und nach immer mehr weibliche Blüten auftreten, mit vollständiger Verdrängung der zwitterigen, so dass die Stöcke schliesslich nur mehr solche besitzen und physiologisch rein weiblich sind. Davon war bei meinen Pflanzen gar nicht die Rede. Er sagt, (1907 S. 137) dass ich „mit aller Bestimmtheit den diametral entgegengesetzten Verlauf der Kurve behauptet habe", doch wird er jetzt wohl glauben, dass sich die Sache ganz anders verhält und dass die Vergleichung seiner Pflanzen mit den meinigen darauf hinweist, dass man bei der gynomonöcischen *Satureia* die gleichen Verhältnisse findet, die ich für die andro-monöcischen Umbelliferen beschrieben habe. Von *Daucus Carota, Pastinaca sativa* und *Heracleum Sphondyleum* — so erwähnte ich — kann man komplete Reihen von allen möglichen andro-monöcischen Formen einsammlen, anfangend mit solchen welche in allen Dolden keine anderen als zwitterige Blüten hervorbringen bis zu solchen, deren Dolden und Döldchen aller Ordnungen fast ausschliesslich aus männlichen Blüten bestehen (l. c. p. 802).

Es ist als sehr wahrscheinlich zu erachten, dass wenn man die *Satureia* auf ihren verschiedenen natürlichen Standorten einsammelt und die Exemplare mit einander vergleicht, man ähnliche Verhältnisse finden wird. Correns hielt es für wenig wahrscheinlich, dass es gynomonöcische Linien der *S. hortensis* gibt, die sich mehr der zwitterigen Urform nähern (1907 S. 126). Jedoch gehörten seine eigenen „fast zwitterigen" und die meinigen beide dazu.

Dies ist aber nicht das einzige Missverständnis das hier erwähnt werden muss.

Correns sagt (1905 S. 452): „Ich hatte bei *Satureia hortensis* „und *Silene inflata*) gefunden, dass die beiden Hauptformen, in

„beantwortet, nicht, warum sie sich, einmal entstanden, „vorteilhaft erweisen oder sich wenigstens neben der „Stammform halten konnten".

Wir erinnern daran, dass Hermann Müller glaubte, dass die weiblichen Exemplare dadurch entstanden seien, dass die Blüten einiger Stöcke, vielleicht wegen mangelhafter Ernährung derselben, kleiner als die der anderen wären und darum durchschnittlich von der Insekten zuletzt besucht wurden. „Wenn die Pflanze so reichlichen Insek„tenbesuch an sich lockt, — so sagt er — dass Fremd„bestäubung durch proterandrische Dichogomie völlig

---

„denen eine gynodiöcische Art auftritt, die zwitterige und die „weibliche, aus den Samen vorwiegend bis fast ausschliesslich wieder „sich selbst hervorbringen u. s. w.", und bemerkt dazu: „Zu einer „im Grunde gleichen Ansicht ist inzwischen auch „W. Burck (Die Mutation als Ursache der Kleistogamie. S. 95 u. f. „1906) gekommen, ohne eigene Versuche zu machen".

Ich möchte hier bemerken, dass ich mich nicht nur niemals darüber ausgelassen habe, sondern dass auch aus dem, was ich aus Beyerinck's Abhandlung über die Gynodiöcie bei *Daucus Carota* zitiert habe (S. 100/101) gerade das Entgegengesetzte hervorgeht von dem was Correns glaubt festgestellt zu haben. Beyerinck weist darauf hin, dass die weibliche Pflanze einer gynodiöcischen Art, welche durch den Pollen einer hermaphroditischen Pflanze befruchtet worden ist nicht nur — wie Correns glaubt — die weibliche Form, sondern Zwitter und weibliche Formen hervorbringt [in völliger Übereinstimmung mit dem was Darwin für die weibliche Form von *Thymus vulgaris* gefunden hat (Diff. Forms p. 303)]. Weiter zitierte ich noch das Folgende aus Beyerinck's Arbeit: „In dieser Beziehung stimmen die gyno„dimorphen Pflanzen mit denjenigen Arten überein, welche aus ein„fachen und gefülltblütigen Stöcken bestehen, denn bekanntlich „entstehen aus den Samen der letzteren, selbst wenn die Staubfäden „vollständig verloren gegangen sind, so dass Selbstbefruchtung aus„geschlossen ist, bei manchen Gartenvaritäten, wie z. B. den Aza„leen, sowohl einfach- wie doppeltblütige Individuen".

„gesichert, Sichselbstbestäubung dagegen völlig nutzlos „geworden ist, so sind die Staubgefässe der zuletzt be„suchten, kleinblumigen Stöcke für die Befruchtung der „Pflanzen völlig nutzlos, und da die Ersparung nutzloser „Organe für jedes Wesen ein Vorteil ist, so kann natürliche Auslese das völlige Verkümmern der Staubgefässe „der kleinblumerigen Stöcke bewirken" (Befruchtung p. 319 u. 326.)

Ludwig glaubte, dass die Gynodiöcie entweder durch unzureichende Ernährungsverhältnisse oder durch lange fortgesetzte Inzucht hervorgerufen werden kann,

Düsing, dass Nahrungsüberfluss die Ausbildung des

Ich habe mich also ganz Beyerinck's Ansichten angeschlossen. Ich möchte hier noch bemerken, dass Correns mich nicht überzeugt hat, dass aus seinen Versuchen hervorgehe, dass bei einer gynodiöcischen Art die Nachkommenschaft der zwittrigen Pflanzen nahezu ganz aus Zwittern und die Nachkommenschaft der weiblichen Individuen nahezu ganz aus Weibchen besteht.

Für seine Kreuzungsversuche konnte Correns über eine reine zwitterige Pflanze nicht verfügen (es stellte sich heraus, dass auch seine „sicher zwitterigen" Pflanzen, gyno-monöcische Mutanten waren, (1907 S. 125) und hat deswegen seine weiblichen Exemplare mit dem Pollen einer gyno-monöcischen Form gekreuzt, in der Meinung, dass diese „vom physiologischen Standpunkt aus, zu den zwitterigen gerechnet" werden könnte, „da sie als Pollenlieferanten zu betrachten sind"(1904 S.507), dabei also die weite Kluft, die die zwitterigen von den gynomonöcischen trennt, ganz übersehend.

Correns hat mit seinen Versuchen festgestellt, dass gynomonöcische Individuen mit sich selbst oder unter einander befruchtet, gyno-monöcische Nachkommen hervorbringen und dass ein weibliches Individuum mit einem gyno-monöcischen (oder nach meiner Terminologie eine durch Mutation hervorgerufene konstante weibliche Varietät mit einer weiblichen Zwischenrasse) gekreuzt, fast nur Weibchen hervorbringt.

weiblichen Geschlechtes, Mangel dagegen die des männlichen begünstigt und dass die Entstehung des männlichen Geschlechtes auch noch durch Inzucht begünstigt wird.

Meiner Ansicht nach sind mit dem Nachweis, dass die eingeschlechtlichen Stöcke plötzlich durch eine Sprungvariation, unabhängig von der Frage nach Vorteil oder Nutzen entstanden sind, diese Theorien widerlegt, und verdanken wir es auch der Mutationstheorie, dass wir jetzt die Frage, ob die Monöcie und Diöcie vorteilhafte oder schädliche Eigenschaften sind, besser beurteilen können.

Correns' Annahme, dass die verschiedenen Geschlechtsformen sich „vorteilhaft erweisen", ist doch nur eine blosse Voraussetzung.

Vom Standpunkte der Selektionslehre aus musste man wohl annehmen, dass sie vorteilhaft wären. Für uns aber besteht dieses Argument nicht. Darwin glaubte an ihre Nützlichkeit, weil sie die Kreuzung versicherte und die Möglichkeit der Selbstbefruchtung aufhob. Auch dieses Argument gilt für uns nicht mehr. Wir können darin nichts anderes erblicken, als dass bei den gyno-diöcischen Pflanzen ein Teil der Stöcke und bei den gyno-monöcischen ein Teil der Blüten keinen Pollen produzieren und in ihrer Befruchtung von Insektenbesuch abhängig sind, während bei den andro-monöcischen Pflanzen ein Teil und sehr oft der grösste Teil der Blüten zur Samenproduktion nicht mithelfen kann, und können darin nur eine schädliche Eigenschaft sehen.

Correns selbst hat m. E. von den schädlichen Verhältnissen, die sich bei gyno-diöcischen Pflanzen vortun können, ein treffendes Beispiel gegeben, wo er erwähnt, dass in der Sippe der *Satureia hortensis* des botanischen Gartens zu Leipzig 20 pCt der Exemplare zwitterige (oder richtiger gyno-monöcische Pflanzen) waren und 80 pCt nur weibliche Blüten trugen (1904 S. 509), welche letzteren nur

halb so viele Körner trugen als die gyno-monöcischen.

Ich bemerkte dazu (1905 S. 98), dass sich dies vielleicht dadurch erklären liesse, dass die 80 pCt weiblichen Pflanzen durch die 20 pCt gyno-monöcischen nur unvollständig befruchtet wurden.

Correns konnte die Richtigkeit dieser Bemerkung nicht zugeben (1905 S. 452), doch ist jetzt zu meiner Ansicht bekehrt (1907 S. 159). Dass solche Verhältnisse in der freien Natur unter den vielen monöcischen und andro- und gyno-diöcischen Pflanzen nicht selten vorkommen müssen, ist klar.

Es sind besonders die andro- und gyno-monöcischen Pflanzen, die vielerlei Eigentümlichkeiten zeigen, die nur als unzweckmässige Einrichtungen zu deuten sind, deren Nutzen schon vor Jahren bezweifelt wurde, und von welchen wir uns erst in der letzten Zeit durch die Mutationstheorie eine Erklärung geben können.

Mac Leod bemerkt in seiner Abhandlung über die Befruchtung der Blumen in Flandern [1]) bei der Besprechung der männlichen Dolden bei *Aegopodium Podagraria* und *Oenanthe fistulosa,* dass zur Zeit wo die männlichen Dolden sich zu entfalten anfangen, die Dolden erster Ordnung, welche hermaphroditische Blüten tragen, in vielen Fällen schon ausgeblüht haben. Auf diese Verhältnisse bei *Oenanthe* hinweisend, nennt er die männlichen Dolden zweiter und höherer Ordnung vollständig oder fast vollständig nutzlos. Ich kann seine Mitteilungen bestätigen und bin mit seiner Meinung ganz einverstanden. Ohne Zweifel ist Mac Leod's Auffassung im Einklang mit den direkten Beobachtungen. Man weiss, dass Hermann Müller in der Tatsache, dass bei manchen Umbelliferen sich gegen Ende der Blütezeit rein männliche Blüten entwickeln, eine

1) **Mac Leod. De Bevruchting der bloemen in 't Kempische gedeelte van Vlaanderen. Bot. Jaarboek 1894.**

vorteilhafte Eigenschaft gesehen hat. Der Vorteil dieser zuletzt auftretenden rein männlichen Blüten liegt — so sagt er — auf der Hand; sie lieferen den für die Befruchtung der letzten Zwitterblüten nötigen Blüthenstaub, während dagegen, wenn die Blütezeit mit Zwitterblüten abschlösse, die letzten derselben natürlich unbefruchtet bleiben müssten (pag. 106).

Die Möglichkeit, dass der Blütenstaub einzelner männlicher Blüten eine Befruchtung der letzten hermaphroditischen Blüten würde bewirken können, muss natürlich zugegeben werden, die Meinung aber, dass sie durch die natürliche Zuchtwahl entstanden seien, indem eine Abweichung in dieser Richtung nützlich war für die Forterhaltung der Art, kann aber unmöglich verteitigt werden.

Wie sehr Mac Leod recht hat, die spät erscheinenden männlichen Blüten bei den männlichen Zwischenrassen der Umbelliferen als nutzlose Organe zu bezeichnen, will ich noch mit einem anderen Beispiel erläutern.

Bei den hier kultivierten Formen von *Myrrhis odorata* sind die Dolden, die zuerst zur Entfaltung kommen, aus 7 Döldchen und jedes Döldchen aus 20 Blüten zusammengesetzt. Von diesen 140 Blüten der ersten Dolde sind 130 männlich und 10 zweigeschlechtlich. Man kann m. E. doch wohl annehmen, dass ein so grosses Übermass von Pollen doch ganz nutzlos ist. Aber hierbei bleibt es nicht. Die Dolden der zweiten Ordnung, welche ein paar Wochen später sich entfalten, wenn die Befruchtung der hermaphroditischen Blüten schon stattgefunden hat, bestehen jede für sich aus ± 250 Blüten; diese sind ohne Ausnahme männlich. Die Dolden der zweiten Ordnung können dann doch entschieden zu den nutzlosen Organen gerechnet werden.

Echinophora spinosa trägt nur eine einzige zweigeschlechtliche Blüte in der Mitte der Dolde, alle übrige Blüten sind männlich. Der Vorteil dieses Übermasses an männlichen

Blüten lässt sich durch die natürliche Auslese nicht erklären.

Bei *Meum athamanticum* besitzen das centralgestellte Döldchen der Dolde 1ster Ordnung und die 5—7 mittleren Döldchen der Dolde 2ter Ordnung nur eine einzige hermaphroditische Blüte; alle übrige Blüten sind männlich.

Bei *Oenanthe fistulosa* findet man in Schweden nach Areschoug in jedem der 3 Döldchen der Hauptdolde eine einzige central-gestellte hermaphroditische Blüte; die 3—7 Döldchen der 2ten Ordnung besitzen gar keine zwittetrigen Blüten; alle übrige Blüten sind männlich [1].

Die weiblichen Stöcke von *Daucus Carota, Pimpinella saxifraga* und *magna* erscheinen unter zwei verschiedenen Formen. Die erste Form würde man bei oberflächlicher Beobachtung für eine in allen Dolden und Döldchen vollständig zweigeschlechtliche Pflanze ansehen, weil aber die Antheren geschlossen bleiben oder petaloid geworden sind, ist sie ausschliesslich weiblich.

Die zweite Form erinnert in jeder Hinsicht an eine andro-monöcische Pflanze, mit zweigeschlechtlichen Randblüten und männlichen Blüten in der Mitte der Döldchen. Indem aber auch hier die Staubgefässe geschlossen bleiben sind die morphologisch zwittrigen Randblüten der Döldchen also physiologisch weiblich und die in der Mitte der Döldchen befindlichen morphologisch männlichen Blüten physiologisch ungeschlechtlich geworden. Die Staubgefässe sind bei den meisten dieser Stöcke ganz normal entwickelt [2], die Antheren mit Blütenstaub gefüllt; sie unterscheiden sich von den gewöhnli-

1) Man vergleiche auch noch weiter über das Verhältnis der hermaphroditischen Blüten zu den männlichen bei *Galium cruciata, Sanicula europaea* und *Astrantia major.* Schulz, Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1903, Bd. XXI, Heft 7, p. 404.

2) Vergl. Schulz, Bibliotheca Botanica, Bd. II u. III. Umbelliferen.

chen Staubgefässen nur darin, dass sie das Vermögen, den Pollen an die Oberfläche zu bringen verloren haben. Dass sie dieses Vermögen nicht mehr besitzen, ist ohne Zweifel einer Sprungvariation zuzuschreiben. Die erste weibliche Form ist also durch Mutation aus einem hermaphroditischen, die zweite aus einem andro-monöcischen Stock hervorgegangen. Sie kann eine kastrierte andro-monöcische oder besser anandro-monöcische Pflanze genannt werden. Dass aber diese Mutation eine „vorteilhafte" sei, ist schwer zu glauben. Den kleinen ungeschlechtlichen Mittenblüten dieser anandro-monöcischen Pflanzen, welche die Augenfälligkeit der Dolden nicht im geringsten erhöhen, kann man keinen Nutzen beilegen, und die mit Pollen gefüllten Staubbeutel sind doch auch nicht anders denn als vollständig nutzlose Organe zu deuten.

Beyerinck [1], der schon im Jahre 1886 auf die Gynodiöcie bei *Daucus Carota* die Aufmerksamkeit gelenkt hat, sagt meiner Ansicht nach vollkommen richtig, dass er nicht einzusehen vermag, auf welche Weise die Existenz der wenig augenfälligen weiblichen Pflanzen, deren Blüten grosse Staubbeutel besitzen, welche aber geschlossen bleiben, für die Art nützlich sein könne. Er möchte die Eigenschaft der Gynodiöcie der Möhre eher als eine schädliche betrachten, allein nicht so schädlich, dass dadurch die Existenz dieser Species bedroht wäre.

Solche ganz nutzlose oder unzweckmässige Einrichtungen sind auch selbstverständlich bei den Compositen und anderen monöcischen und diöcischen Pflanzen nachzuweisen und liessen sich alle gegen Correns' Ansicht anführen. Dass sie sich neben der Stammform erhalten können und aller Wahrscheinlichkeit nach Äonen-lang sich erhalten haben, lehrt uns nur, dass wir uns im allgemeinen von der

---

[1] **Beyerinck, M. W. Über die Gynodiöcie bei *Daucus Carota L.* Nederlandsch Kruidkundig Archief. Tweede Serie. 4e Deel. 1886. p. 345.**

Wirkung des Kampfes ums Dasein keine richtige Vorstellung machen oder in dieser Hinsicht zu viel generalisiert haben.

Hinsichtlich der **Dichogamie** und **Herkogamie** sei das Folgende bemerkt.

Die dichogamen Pflanzen lassen sich bekanntlich unterscheiden in protandrische, wo die männlichen Sexualorgane vor den weiblichen zur Reife kommen und in protogynische wo, umgekehrt, die Narben empfängnisfähig sind bevor die Staubbeutel ihren Pollen entlassen. Protandrie und Protogyni e sind beiden sehr allgemein verbreitet, doch wird die erstere mehr wahrgenommen unter den s. g. insektenblütigen Pflanzen: *Compositae, Umbelliferae, Lobeliaceae, Campanulaceae, Saxifragaceae* u. a. während Protogynie auch unter den insektenblütigen nicht fehlend — die verschiedenen Arten von *Pirus* liefern uns davon u. a. sehr schöne Beispiele, ebenso wie viele *Papilionaceae* und ein Teil der *Saxifragaceae* — doch mannigfaltiger bei den windblütigen Pflanzen vorkommt, besonders in den Familien: der *Araceae, Typhaceae, Juncaceae, Chenopodiaceae, Plantagineae* u. a. Der eminente Beobachter und geniale Forscher — wie Julius Sachs ihn genannt hat —, der Vater der Blütenbiologie Christian, Conrad Sprengel, der von der von ihm entdeckten Dichogamie eine sehr genaue Beschreibung gegeben hat, bemerkte, dass bei diesen Pflanzen das Aufblühen jeder Blume sich in zwei Perioden teilen lässt; bei den protandrischen (androgynischen) ist die Blüte in der ersten Periode männlich, um erst später, bisweilen erst nachdem die Staubbeutel ihren Blütenstaub verloren haben, die Narben zur Entwickelung kommen zu lassen, während bei den protogynischen (gynandrischen) Pflanzen das umgekehrte Verhältnis gefunden wird. Indem nun die Insekten aus den verschiedenen Blüten einer Inflorescenz einer protandrischen Pflanze den Nectar sammlen, bringen sie unbewusst den Blütenstaub aus den jüngeren Blüten auf

die Narben der älteren, die schon in das weibliche Stadium eingetreten sind, während umgekehrt bei den protogynischen Pflanzen die jüngeren Blüten mit den Pollen der älteren bestäubt werden.

Mit seiner gewohnten Klarheit der Beweisführung hat er nun die dichogame Blüteneinrichtung bei einer grossen Zahl von Pflanzen: *Umbelliferen, Compositen, Epilobium, Campanula, Phyteuma, Saxifraga* u. a. beschrieben und die Weise auf welche die Insekten sich dabei benehmen uns in Einzelheiten vor die Augen gestellt. Neben diesen dichogamen findet man sehr viele andere Pflanzen, in deren Blüten eine Selbstbefruchtung dadurch unmöglich ist, dass der eigene Pollen durch die gegenseitige Lage der Antheren und Narben verhindert wird, mit der Narbe in Berührung zu kommen. Sie wurden von Severin Axell **herkogame** Pflanzen genannt. Hierzu gehören Pflanzen, in deren Blüten die Narben und Antheren auf gleiche Höhe gestellt sind: *Orchideae, Asclepiadeae, Apocyneae* und andere, wo die Narben eine etwas höhere Stelle in der Blüte einnehmen: *Zingiberaceae, Bignoniaceae, Papilionaceae, Iris, Mimulus* u. a. Was besonders die letztere Kategorie betrifft, nimmt man in der Blütenbiologie bekanntlich an, dass eine regelmässige Kreuzung dadurch bewirkt wird, dass die mit fremdem Pollen behafteten Insekten, diesen auf die Narbe abstreifen, bevor sie in der Blüte mit den Staubbeuteln in Berührung kommen.

Es waren besonders diese dichogamen und herkogamen Pflanzen, von welchen schon vor Sprengel eine Anzahl von Kölreuter beschrieben waren, die Darwin zu der Ansicht brachten, dass die Blüten im allgemeinen zur Beförderung der Kreuzung eingerichtet seien.

Und in der Tat glaubte Darwin, als er ein ausführliches Studium von der Blüteneinrichtung und dem Bestäubungsmechanismus der *Orchideen* vornahm, darin die Bestätigung seiner Ansichten zu finden.

Es stellte sich heraus, dass in dieser Familie die Blüten der meisten Arten bei der Befruchtung von Insektenbesuch abhängig sind, und dass dieselben auf solche Weise eingerichtet sind, dass sie bis in die kleinsten Details des Baues der Tätigkeit nektarsuchender Insekten in der Weise angepasst sind, dass durch dieselben unfehlbar der Blütenstaub der einen Blüte auf die Narbe einer anderen übertragen werden muss.

Es ist wahrscheinlich dem Umstande, dass Darwin aus dem blossen Baue der Blumen die Deutung des Bestäubungsmechanismus erschlossen hat und keine reichblühenden Arten untersucht hat, zuzuschreiben, dass er aus diesen Untersuchungen den Schluss gezogen hat, dass die Insekten dabei eine Kreuzung zwischen getrennten Individuen bewirken. Tatsächlich lassen seine Beobachtungen diese Schlussfolgerung nicht zu. Es leuchtet ein, dass eine solche Individuenkreuzung die einzig mögliche ist bei solchen Pflanzen, als die *Pterostylis*-Arten, die nur eine einzige Blüte tragen, bei anderen *Orchideen* aber konstatierte Darwin selbst, dass die Insekten auch die Eigenbefruchtung der Blüte oder die Befruchtung einer anderen desselben Stockes bewirken z. B. bei *Coryanthes speciosa* (p. 176), *Listera ovata*, *Neottia nidus avis* u. a.

Tatsächlich ist die Selbstbefruchtung, wie auch Darwin selbst gezeigt hat, bei den *Orchideen* eine sehr häufig vorkommende Erscheinung, selbst ist diese Familie besonders reich an kleistogamen Arten. Neben dieser Selbstbestäubung ist die Befruchtung der Blüte mit dem eigenen Pollen durch die Mithülfe der Insekten oder eine Befruchtung der Blüte mit dem Blütenstaube einer anderen Blüte desselben Individuums auch von anderen Autoren nachgewiesen worden [1].

1) Man vergleiche z. B. Delpino, über die Befruchtung von *Cypripedium* (Bot. Zeit. 1867, p. 277). Hermann Müller, über die Befruchtung von *Cypripedium Calceolus*, *Neottia nidus avis*. (*Listera ovata*.), *Epipactis microphylla*, *E. viridiflora* u. s. w.

In den späteren Jahren hat Darwin[1]) auch seine Schlussfolgerung, dass die *Orchideen* zu einer Kreuzbefruchtung eingerichtet waren, auf denjenigen Arten eingeschränkt, wo die Pollinien eine Abwärts- oder Seitwärtsdrehung erfahren, die für die Bestäubung der Narbe notwendig ist und eine gewisse Zeit erfordert (bei *Orchis mascula* 30 Secunden, bei *Orchis pyramidalis* 18 u. s. w.) Dass dies etwas Accidentelles ist und keine besondere nützliche Anpassung zur Verhütung der Nachbarbefruchtung, leuchtet ein und wird auch selbstverständlich von Darwin nicht als solche betrachtet[2]).

Sie kann aber bewirken, dass *Orchideen*, die nur wenige Blüten tragen und andere, so lange sie im Anfange des Blühens nur noch einige wenige Blüten geöffnet haben, öfters als andere Pflanzen gekreuzt werden. Ist die Pflanze später in voller Blüte oder trägt sie mehrere Ähren oder Trauben, dann ist die Chance auf Kreuzung getrennter Stöcke gering.

Eine *Pterostylis*, *Phalaenopsis grandiflora* oder *Cypripedium* wird natürlich leichter gekreuzt als eine *Grammatophyllum speciosum*, die ich einmal in Buitenzorg mit 50 Trauben und ± 3600 Blumen angetroffen habe.

Bald nachdem Darwin seine Orchideenstudien veröffentlicht hatte, haben zwei andere Naturforscher, die entschieden die bedeutendsten Mitarbeiter Darwin's bei der Begründung der Blütenbiologie genannt werden müssen: Frederico Delpino und Friedrich Hildebrand sich auf die Untersuchungen der Blumeneinrichtungen gelegt. Beide Forscher, die sich besonders mit der Einrichtung und dem Bestäubungsmechanismus der dichogamen und herkogamen Pflanzen beschäftigt haben,

---

1) Cross- and Self-fertilisation. 2. Edition, p. 393.
2) Man vergleiche die hiermit streitige Meinung Herm. Müller's in „Befruchtung der Blumen," p. 84.

erweiterten durch ihre minutiösen und genauen Beschreibungen erheblich die Kenntnis dieser Kategorien von Pflanzen.

Delpino verdanken wir u. m. die Beschreibung der Blüteneinrichtung vieler *Asclepiadeen, Periploceen, Apocyneen, Orchideen (Cypripedium), Scitamineen, Papilionaceen, Passifloreen, Magnoliaceen, Aristolochiaceen, Campanulaceen, Rhinantaceen, Acanthaceen, Labiaten, Scrophularineen, Gesneraceen, Euphorbia, Proteaceen* [1]).

Hildebrand [2]) die von *Pedicularis, Indigofera, Medicago sativa, M. falcata, Cytisus, Lopezia, Schizanthus, Siphocampylos, Asclepias, Delphinium, Isostoma, Tilia, Geranium, Morina, Chimonanthus, Coriaria, Utricularia, Strelitzia, Rhynchosperma* u. m. a.

Die beiden Forscher waren völlig davon überzeugt, dass Darwin durch seine Orchideenstudien seine Vermutung über die Notwendigkeit einer gelegentlichen Kreuzung vollkommen bestätigt gefunden hatte und suchten unter Voraussetzung der Richtigkeit des Kreuzungsgesetzes die Blüteneinrichtungen anderer Pflanzen zu erklären.

Sie fanden aber nicht, was Darwin glaubte nachgewiesen zu haben, dass die Insekten eine Kreuzung zwischen getrennten Individuen bewirkten. Ihre Beobachtungen an **dichogamen** Pflanzen bestätigten vielmehr diejenigen von Kölreuter und Sprengel. Sie fanden, dass bei den protandrischen Pflanzen der Pollen einer jüngeren Blüte durch die Mithülfe der Insekten auf die Narben einer älteren und bei den protogynischen, umgekehrt, der Pollen einer älteren auf die Narben einer jüngeren übergetragen wird, dass also bei allen mehr oder weniger aus-

1) F. Delpino. Sugli apparecchi delle Fecondazione nelle Piante autocarpe und Ulteriori osservazioni sulba dicogamia nel regno vegetale; vide F. Hildebrand Bot. Zeit. 1867 und 1870.

2) Hildebrand Bot. Zeit. 1866 und 1869.

geprägt dichogamen Pflanzen eine Kreuzung zwischen zwei Blüten desselben Stockes stattfindet.

Aus dieser Zeit sind weiter noch die Beobachtungen Engler's [1]) zu erwähnen, der in seiner Abhandlung über die Bewegung der Staubblätter bei den Arten des Genus *Saxifraga* im Jahre 1868 eine Beschreibung gab von den protandrischen und protogynischen Arten dieses Genus und deren Bestäubungsmechanismus. Auch Engler konnte die Richtigkeit der Sprengelschen Beobachtungen bestätigen.

Bei den **herkogamen** Pflanzen fanden die genannten Forscher dieselben Verhältnisse. Obgleich sie ihre Aufmerksamkeit besonders auf die Möglichkeit einer Individuen-Kreuzung lenkten, fanden sie eine allgemeine Nachbarbefruchtung und konstatierten weiter noch, dass bei diesen Pflanzen in „äusserst vielen Fällen" durch die Insekten eine Eigenbestäubung bewirkt wird.

„Bei allen diesen Blüthen — so sagt Hildebrand [2]) (*Vinca major, Vinca minor, Vinca acutifolia, Amsonia salicifolia, Allamanda neriifolia, Lochnera*) — könnte man „einwenden, dass durch wiederholtes auf einander folgen- „des Hineinstecken des Rüssels das Insekt doch jede „Blüthe mit sich selbst bestäuben könne — unmöglich „ist dies natürlich nicht, wie überhaupt in äusserst vielen „Fällen, wo die Insekten bei der Bestäubung eine Rolle „spielen, durch den für die Fremdbestäubung ein- „gerichteten Apparat der Blüthen die Möglichkeit „der Selbstbestäubung nicht aufgehoben ist — doch" u. s. w. Man sieht aus den von mir cursivierten Worten, dass Hildebrand nicht ganz von dem Einfluss der vorausgesetzten Meinung frei war.

Delpino machte dieselbe Bemerkung, dass die Insekten vielmals die Eigenbestäubung bewirkten. „Wer die

---

1) Engler. Bot. Zeit. 1868, S. 833.

2) Bot. Zeit. 1867, p. 275.

„Insektenthätigkeit bei den *Asclepias* Arten länger beo „bachtet hat" — so sagt er [1]) — „muss zu dem Schlusse „kommen, dass es 1. möglich sei, dass die Pollenmassen „einer Blüthe in die zur Narbe führenden Spalten der- „selben Blüthe eingeführt werden; 2. dass der grösste „Theil der an einer Dolde in die Spalten eingeführten „Pollenmassen von derselben Dolde herrühre". Nur die vorausgesetzte Meinung der Richtigkeit des Kreuzungsgesetzes führt ihn dazu, hierauf folgen zu lassen — „wenn „man aber hieraus schliessen wollte, dass das grosse „Gesetz der Dichogamie" (Fremdbestäubung) an diesen „Pflanzen nicht seine Geltung habe, so würde man sich „irren. Man muss im Gedächtniss behalten, dass bei allen „doldentragenden Asclepiadeen von den 20—50 Blüthen „jeder Dolde kaum eine oder zwei Frucht ansetzen; es „hängt dies aber durchaus nicht von dem Mangel der „Bestäubung ab, wie man glauben möchte, indem man an „erwachsenen Dolden nur selten eine Blüthe ohne Pollen- „schlaüche findet, sondern die Ursache davon ist die, dass „die Doldenstiele nicht mehr als 1, höchstens 4 Früchte „ernähren können; vorausgesetzt nun, dass eine Dolde 50 „Blüthen, also 100 Karpelle hat, so frage ich, welche 2 „oder 3 werden vor den anderen die bevorzugten sein? „Diejenigen, wo die Befruchtung mit grösserer Energie „erfolgt ist, d. h. diejenigen, welche mit dem Pollen eines „anderen Individuums bestäubt sind" u. s. w.

Alle Beobachtungen also an dichogamen so wie an herkogamen Pflanzen, sowohl die von Kölreuter und Sprengel, als die von Delpino, Hildebrand und Engler haben nur auf eine Blütenstaubübertragung von einer Blüte zur anderen (in der Regel nächsten) Beziehung. Nirgendwo erwähnen diese Schriftsteller, dass sie beobachtet haben, dass der Blütenstaub mit Vorübergang dieser, auf die

1) Bot. Zeit. 1867. p. 267.

Narbe einer entfernteren Blüte eines anderen Pflanzenstockes übergetragen wird. Vorrichtungen, die darauf hinweisen, dass nicht die nächste Nachbarblüte sondern eine entferntere entweder desselben Individuums oder eines anderen Stockes mit dem mitgeführten Blütenstaub befruchtet werden kann, findet man nur bei den *Orchideen* mit beweglichen Pollinien.

Wie sehr Hildebrand's Beobachtungsergebnisse mit denen Sprengel's übereinstimmten, geht noch am besten daraus hervor, dass er seine Ansicht so zusammenfasste, dass sie mit der Zusammenfassung Sprengel's die grösste Ähnlichkeit zeigt.

„Aus diesen besprochenen Einrichtungen in den Blüten" — so sagt er — „sehen wir deutlich das Gesetz hervor-„leuchten, dass eine Kreuzung der Blüten unter einander „erstrebt und die Selbstbefruchtung vermieden wird" [1]) während Sprengel bemerkte:

„Da sehr viele Blumen getrennten Geschlechtes, und „wahrscheinlich wenigstens eben so viele Zwitterblumen „Dichogamisten sind; so scheint die Natur es nicht haben „zu wollen, dass irgend eine Blume durch ihren eigenen „Staub befruchtet werden solle" [2]).

Das Darwin'sche Gesetz „dass kein organisches Wesen „sich eine unbegrenzte Zahl von Generationen hindurch „durch Selbstbefruchtung zu erhalten vermag", fand also in Hildebrand's und Delpino's Blumenuntersuchungen keine Stütze.

Die genannten Forscher aber glaubten annehmen zu dürfen — und Darwin war damals noch von derselben Meinung — dass eine Befruchtung einer Blüte mit dem Pollen einer Nachbarblüte (Nachbarbefruchtung oder Gei-

1) **Hildebrand.** Bot. Zeit. 1866, p. 78.

2) **Sprengel** l. c. pag. 43.

tonogamie), zwar vielleicht nicht so vorteilhaft als eine Kreuzung mit einem anderen Individuum, jedoch einen gewissen Vorsprung vor Autogamie hätte [1]).

Überall, wo in ihren Beschreibungen von Kreuzung oder Fremdbestäubung (oder Dichogamie nach Delpino's Terminologie) durch Hülfe von Insekten die Rede ist, wird darunter eine Pollenübertragung von einer Blüte zur anderen verstanden, gleichviel ob die andere eine Nachbarblüte oder eine Blüte eines anderen Individuums war. **Kreuzung** oder **Fremdbestäubung** stand bei Hildebrand im Gegensatze zu **Sichselbstbestäubung** (Bestäubung mit eigenem Pollen ohne fremde Beihülfe) und **Eigenbestäubung** (Bestäubung mit eigenem Pollen durch Hülfe der Insekten [2]).

Als nun aber Darwin einige Jahre später (1876) bei seinen Kreuzungsversuchen experimentell nachwies, dass die Nachkommen aus einer Nachbarbefruchtung denjenigen aus einer Selbstbefruchtung entstandenen nicht überlegen sind, stellte es sich heraus, dass man sich jahrelang in dieser Hinsicht geirrt hatte.

Darwin machte diese Versuche bekanntlich mit 5 verschiedenen Arten: *Digitalis purpurea, Ipomoea purpurea, Mimulus luteus, Pelargonium zonale* und *Origanum vulgare*.

Bei *Digitalis purpurea* waren die Sämlinge, die ihre Entstehung Nachbarbefruchtung verdankten, etwas grösser als die, welche aus mit eigenem Pollen befruchteten Blüten hervorgegangen waren; bei *Ipomoea purpurea* und *Mimulus luteus* war das Umgekehrte der Fall, die selbstfruchteten waren etwas grösser, bei *Pelargonium zonale* und *Origanum vulgare* war kein Unterschied zu bemerken [3]).

---

1) Delpino. Dicogamia ed omogamia etc. Nuovo Giornale bot. ital. 1876 p. 148.

2) Hildebrand. Bot. Zeit. 1866, p. 77 u. 78.

3) Dass nicht bei allen diesen Pflanzen die Sämlinge der untereinander gekreuzten und selbstbefruchteten Blüten ganz gleich

Die Voraussetzung, dass die Structur der Blumen und besonders die der Dichogamen und Herkogamen auf eine Versicherung der Kreuzung hinweist, war selbstverständlich damit hinfallig geworden.

So war auch Darwin's Meinung. „The whole subject (Dichogamie) requires further investigation, as the great importance of crosses between distinct individuals, in stead of merely between distinct flowers has hitherto been hardly recognized.[1])

Die Blütenbiologie aber hat die Richtigkeit der Schlussfolgerung nicht anerkannt.

Bis dahin waren die blütenbiologischen Anschauungen mit Darwin's Ansichten parallel gegangen. Beide hielten an den Beobachtungstatsachen fest. Hier aber hat die Trennung statt.

Auf Wahrscheinlichkeitsgründen glaubte man annehmen zu dürfen, dass die Nachbarbefruchtung einen Vorzug vor der Autogamie hätte, und dass die Insekten zwar vielmals eine Nachbarbefruchtung bewirkten, trotzdem aber die Kreuzung getrennter Individuen versicherten.

Seitdem ist die Blütenbiologie ihren eigenen Weg gegangen und hat sie sich mehr und mehr von Darwin's Ansichten entfernt. Ihre Anschauungen waren mit den Beobachtungstatsachen nicht mehr in Übereinstimmung zu bringen.

Die direkte Beobachtung lehrt, dass das Insekt, nachdem es alle offene Blüten der ersten Inflorescenz einer dicho-

---

waren ist, da aus dem vorigen Abschnitt hervorgegangen ist, dass die Mutterpflanzen keine reine Arten waren, jetzt klar geworden. *Ipomoea, Digitalis* und *Mimulus* waren mehr oder weniger bastardierte Gartenvarietäten, die in ihren verschiedenen Blüten Gameten verschiedener Zusammensetzung hervorbrachten.

1) Darwin. Cross- und Selffertilisation. Second edition, p. 392.

gamen oder herkogamen Pflanze besucht hat, auf eine zweite übergeht, dann auf eine dritte, eine vierte u. s. w. um erst danach, falls die Pflanze keine reichblühende ist, noch eine andere zu besuchen, die Nektar hält, entweder ein anderes Individuum derselben Art oder einer ganz anderen Art, wo es nur ihm zugänglichen Nektar finden kann. Bei dem Übergang des Insektes auf einen anderen Stock derselben Art besteht selbstverständlich die Möglichkeit einer Kreuzung. Es kann nicht gesagt werden, dass die Dichogamen dabei einen Vorzug vor den Homogamen und Herkogamen haben. Im Gegenteil, bei den beiden letzteren findet das mit fremdem Pollen behaftete Insekt in jeder geöffneten Blüte eine Narbe auf welche der Blütenstaub übergetragen werden kann, bei einer Dichogamen besteht nur in einem Teil der Blüten dazu die Möglichkeit, indem der andere Teil im männlichen Stadium sich befindet. Tragen die Pflanzen nur wenige Infloresсenzen und diese nur wenige Blüten, oder befinden sich die Pflanzen im Anfang ihrer Blütenperiode, so dass sie nur noch wenige geöffnete Blüten tragen, dann muss eine Kreuzung getrennter Individuen oft stattfinden; bei reichblühenden Pflanzen aber ist die Chance dazu sehr gering. Pflanzen, die nur eine einzige Blüte tragen, wie die Tulpe, werden leichter gekreuzt als eine herkogame *Cerbera Odullam*, ein protogynischer Äpfel oder Birnbaum oder eine protandrische *Tilia*.

Die Befruchtungsverhältnisse bei den windblütigen dichogamen Pflanzen machen, sofern Untersuchungen darüber vorliegen, von dieser allgemeinen Regel keine Ausnahme. Buchenau kommt bei seinen ausführlichen Beobachtungen über die *Juncaceen*, die alle protogynisch sind, zum Schluss,

1) Buchenau. Über die Bestäubungsverhältnisse bei den Juncaceae. Pringsheim's Jahrbücher XXIV, p. 363.

dass entweder direkte Selbstbestäubung oder s. g. Zweigkreuzung in dieser Familie stattfindet.

Engler, der im Jahre 1883 ausführliche Beobachtungen über die Befruchtungsverhältnisse der *Araceen* angestellt hat, besonders bei denjenigen *Araceen*, die zwitterige Blüten tragen: *Stenospermatium, Rhodospatha, Monstera, Scindapsus, Anthurium, Spathiphyllum* und vielen anderen bemerkt, dass bei allen diesen Pflanzen trotz der Protogynie, eine Bestäubung der Blüten desselben Kolbens die allgemeine Regel ist, während dann an zweiter Stelle noch Befruchtung zwischen den Blüten verschiedener Kolben desselben Individuums stattfindet. Bei *Stenospermatium pompayanense,* bei verschiedenen Arten von *Rhodospatha* und bei *Monstera pertusa* konstatierte Engler Bestäubung mit dem eigenen Blütenstaub, ungeachtet auch diese Pflanzen in hohem Masse die Eigenschaft der Protogynie zeigen.

Die mit diesen Beobachtungen streitigen Darstellungen Hermann Müller's (Befruchtung der Blumen) über den Bestäubungsmechanismus vieler dichogamen Pflanzen z. B. die der Umbelliferen, Compositen, Irideen und vieler anderen sind auf Beobachtungsfehler zurück zu führen. Es erscheint hier nicht am Platze seine abweichenden Darstellungen ausführlich zu besprechen. Ich will mich hier nur beschränken auf einige Bemerkungen über seine Schlussfolgerung, dass bei den Umbelliferen „stets Kreuzung getrennter Dolden und bei völliger Sicherung derselben, Unmöglichkeit der Sichselbstbestäubung" kennzeichnend ist.

Müller kommt zu dieser mit der Sprengelschen im Gegensatze stehenden Schlussfolgerung durch die Annahme, dass die protandrische Dichogamie in dieser Familie oft

1) A. Engler. Über die Geschlechterverteilung und die Bestäubungsverhältnisse bei den Araceen. Bot. Jahrb. Bd. IV, 1883, p. 341.

in dem Grade ausgeprägt ist, dass alle Einzelblüten einer ganzen Dolde erst nach dem Abblühen der Staubgefässe die Griffel hervortreten lassen und die Narben entwickeln, so dass eine ganze Genossenschaft in der ersten Blütenperiode gemeinsam den über die Dolde hinschreitenden Gästen ihren Blütenstaub an die Unterseite heftet, in der zweiten Blütenperiode ihre Narben zur massenhaften gemeinsamen Fremdbestäubung entgegenstreckt.

Diese Vorstellung ist aber unrichtig. Es ist unschwer zu konstatieren, dass in jedem Döldchen die Blütenentfaltung von der Peripherie nach dem Centrum fortschreitet, so dass man an einer Dolde in voller Blüte, in jedem aus hermaphroditischen Blüten zusammengesetzten Döldchen die peripherischen Blüten im weiblichen, die anderen im männlichen Stadium findet, die central gestellten Blüten sind dann oft noch geschlossen.

Insekten, welche sich auf die Dolde niederlassen und darüber hinschreiten, kommen also in jedem Döldchen mit denselben Teilen ihres Körpers mit dem Blütenstaub in Berührung, womit sie die Narben der Randblüten berühren, gerade so wie es von Sprengel beobachtet worden ist.

Obgleich die genauen Darstellungen, die Hermann Müller in seinen vielen Arbeiten von den Blüteneinrichtungen und dem Bestäubungsmechanismus gegeben hat, nicht genug gelobt werden können, so kann doch nicht gesagt werden, dass er den Dichogamen genügende Aufmerksamkeit geschenkt hat. Von den Umbelliferen hat er nicht weniger als 25 Arten in seiner „Befruchtung der Blumen" behandelt und obgleich diese im allgemeinen vom biologischen Standpunkte besonders interessante Pflanzen genannt werden müssen, wegen des grossen Formenreichtums fast jeder Art, des andro- und anandromonöcismus, andro- und gyno-diöcismus, des verschiedenen Verhältnisses der zwitterigen zu den männlichen Blüten in den Dolden und Döldchen verschiedener Ordnung,

hat er sich fast ohne Ausnahme auf die Zählung und Bestimmung der Insekten, die er auf den Dolden angetroffen hat, beschränkt. Fast nirgendwo tritt er in eine Betrachtung über die Zusammensetzung der Dolden, die selbstverständlich nicht ohne Einfluss auf den Bestäubungsmechanismus ist, und spricht er auch ebenso wenig von der centripetalen Blütenentfaltung und von der Weise, wie die Insekten sich bei der Bestäubung benehmen. Selbst da, wo er in eine nähere Betrachtung über die Pflanzen eingeht, wie bei *Astrantia major*, *Myrrhis odorata* und *Anthriscus silvestris* treffen wir nicht diejenige Vollständigkeit und Genauigkeit an, wodurch seine anderen Beschreibungen sich auszeichnen.

Bedenkt man, dass bei weitaus den meisten Umbelliferen, wenn nicht schon in der Dolde erster Ordnung, dann doch in jener der höheren Ordnungen die in der Mitte der Döldchen befindlichen Blüten männlich sind und dass sehr oft die Dolden und Döldchen höherer Ordnung keine anderen als männliche Blüten hervorbringen, so dass gewöhnlich ein grosses Übermass an Pollen vorhanden ist, dann kommt man bald zu der Überzeugung, dass im allgemeinen eine Kreuzbefruchtung nur ausnahmsweise stattfinden kann.

Die späteren Untersuchungen über den Bestäubungsmechanismus der Umbelliferen haben auch niemals Hermann Müller's Beobachtungen bestätigt.

Schulz[1]), der neulich eine detaillierte Beschreibung von dem Bestäubungsmechanismus von *Anthriscus silvestris* gegeben hat, bestätigte die Ansichten Sprengel's und ebenso wie bei dieser sind auch die Verhältisse bei *Daucus Carota, Heracleum Sphondylium, Carum Carvi, Sium latifolium, Chaerophyllum temulum* und vielen anderen

1) Schulz. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch. 1905, Bd. XXIII, Heft 1.

Umbelliferen. Weiter haben die späteren Beobachtungen noch ans Licht gebracht, dass viele Umbelliferen regelmässig sich selbstbefruchten. Darwin [1]) konstatierte die Selbstbefruchtung bei *Apium Petroselinum*; Schulz [2]) bei *Scandix Pecten Veneris, Turgenia latifolia, Caucalus grandiflora, C. daucoides, Aethusa Cynapium, Orlaya grandiflora, Anethum graveolens, Torilis infesta, Anthriscus vulgaris* [1]). Mac Leod [3]) bei *Hydrocotyle vulgaris, Oenanthe fistulosa*, Drude [4]) bei *Hydrocotyle vulgaris* und *Smyrnium perfoliatum*.

Die einzige mir bekannte Pflanze dieser Familie, wo die Bestäubung vielleicht stattfindet auf die von Hermann Müller angegebene Weise ist *Helosciadium nodiflorum* [5]).

Dass Darwin am Ende seiner Studien über die Frage, ob die Struktur der Blumen auf eine Versicherung der Kreuzbefruchtung hinweist, nicht weit davon entfernt war die Frage in Abrede zu stellen, geht aus dem Angeführten hervor.

Ein anderes Mittel, wodurch eine Kreuzbefruchtung stattfindet „far more general and therefore more important" als die Diklinie und die Dichogamie und andere im 10. Kapitel seines Werkes über die Kreuz- und Selbstbefruchtung besprochenen Mittel wurde jetzt von ihm in den Vordergrund gebracht, nämlich die **überwiegende Wirkung des fremden Pollens über den eigenen.**

Darwin führt dazu als erstes Beispiel die weissblühende Varietät von *Mimulus luteus* an, die in dem vorigen Abschnitt besprochen wurde, die ohne Kastration bei Befruchtung mit dem Pollen der gelben Varietät nur Nachkommen mit gelben Blüten hervorbrachte, so dass der

1) Darwin. Cross- and Selffertilisation, p. 172.
2) Schulz, Beiträge. Bibliotheca botanica II u. III.
3) Mac Leod, Botanisch Jaarboek, 1894.
4) Drude, Engler u. Prantl, Umbelliferae, p. 80.
5) Mac Leod, Botanisch Jaarboek 1894.

fremde Pollen den der Mutterpflanze verdrängt haben muss. Eine karmoisinrote, selbstfertile Varietät von *Iberis umbellata* mit einer rosablühenden Varietät gekreuzt, lieferte Nachkommen, welche fast alle rosagefärbte Blüten hatten.

Mehrere Kohlvarietäten, nebeneinander aufgezogen und dem Insektenbesuch ausgesetzt, lieferten Sämlinge, von denen die meisten verbastardiert waren. Gartenvarietäten aus den Gattungen *Tulipa, Hyacinthus, Anemone, Ranunculus, Fragaria, Leptosiphon androsaceus, Citrus, Rhododendron* und *Rheum,* die alle selbstfertil sind, kreuzen sich wenn sie nebeneinander kultiviert werden. Weiter weist Darwin noch auf seine Kreuzungsversuche mit *Ipomoea purpurea, Mimulus luteus* und anderen Pflanzen hin, aus welchen hervorgegangen ist, dass sie trotzdem sie selbstfertil sind und also ihren Blütenstaub stets auf die eigene Narbe absetzen, bei Kreuzung ihrer nicht kastrierten Blüten Nachkommen erzeugten, die an Höhe, Gewicht und Fruchtbarkeit den selbstbefruchteten Opponenten weit überlegen waren.

Weisen diese Beispiele tatsächlich auf die Praepotenz des fremden Pollens hin, so muss hier doch die Bemerkung gemacht werden, dass bei der Beurteilung der Erscheinung in Betracht genommen werden muss, dass sie nur nachgewiesen wurde bei Pflanzen, welche wir im vorigen Abschnitt als mehr oder weniger stark bastardierte Pflanzen haben kennen lernen, nämlich bei Pflanzen, von denen wir jetzt wissen, dass sie mit dem Pollen einer anderen Varietät oder eines anderen etwas anders gearteten Individuums derselben Varietät sich leichter als mit dem eigenen Pollen befruchten lassen. Die überwiegende Wirkung des fremden Pollens weist dann auf die Tatsache hin, dass nicht nur die Verbindung der am meisten mit einander übereinstimmenden Vorkerne der väterlichen und mütterlichen Sexualzellen am leichtesten und am besten, sondern auch am schnellsten zu stande kommt und die

grössere sexuelle Affinität ihren Einfluss auch auf den Wuchs der Pollenschläuche ausübt.

Mit der Tatsache, dass der *eigene* Pollen einer (reinen) Art praepotent ist über den Pollen einer anderen Art war Darwin wohl bekannt. „If pollen from a distinct species „be placed on the stigma of a castrated flower, „and then after the interval of several hours, „pollen from the same species be placed on the „stigma, the effects of the former are wholly „obliterated, excepting in some rare cases." (p. 393). Er hat aber nicht darauf geachtet, dass bei Gartenvarietäten die Geschlechtsverhältnisse auch in dieser Hinsicht abweichen, wie schon aus den Arbeiten der Hybridologen hervorgegangen war.

Gärtner, der an vielen Stellen seines berühmten Buches die Präpotenz des *eigenen* Pollens hervorgehoben hat, hat [1]) die Sachverhältnisse in den folgenden Worten klar gelegt: „Es ist zwar ein allgemeines Gesetz, „dass der sexuell näher verwandte den entfern„ter verwandten, also der eigene Pollen jeden „anderen, in seiner Wirkung auf sein concep„tionsfähiges Ovarium ausschliesst; hiervon „haben wir aber ein paar Ausnahmen von ver„schiedener Art beobachtet, welche wir vor der „näheren Untersuchung jener Frage sogleich „namhaft machen wollen.

„Gesetzlich findet diese Ausnahme bei den „fruchtbaren Bastarden statt, bei welchen so„wohl der väterliche, als auch der mütterliche „Pollen den eigenen des Bastards unwirksam „macht; zuweilen geschieht dies auch von „einem ganz fremden Pollen von einer anderen „congenerischen Art wie bei *Nicotiana rustica-pani-*

1) l. c. p. 64.

„*culata* durch den Pollen der *Lansgdorfii;* Kölreuter „gibt hiervon noch ein anderes Beispiel an, der „*Nicotiana rustica-paniculata* mit dem Pollen der *pe-* „*rennis*" u. s. w.

Zum besseren Verständnis der Erscheinung der Dichogamie, ist es von Wichtigkeit hier zu bemerken, dass zwar viele dichogame Pflanzen bei der Befruchtung von der Mithülfe der Insekten abhängig sind, dass man sich aber hüten muss, sich von dieser Abhängigkeit eine übertriebene Vorstellung zu machen. Bei weitem die meisten Dichogamen können Insektenbesuch völlig entbehren da sie zur Selbstbefruchtung imstande sind. Die meisten Pflanzen, welche ihre Antheren öffnen bevor die Narben konzeptionsfähig sind, haben ihren Blütenstaub noch nicht ganz verloren, wenn die Narben zur Reife gekommen sind; man denke nur an die Arten von *Campanula* und besonders an die Compositen, wo die Selbstbestäubung dadurch zu stande kommt, dass die Griffelschenkel sich so weit zurückkrümmen, dass ihre Narben mit den auf der Aussenfläche des Griffels befindlichen Pollenkörnern in Berührung kommen. Die Gefahr, nicht befruchtet zu werden, liegt bei allen diesen Pflanzen nicht an der Blüteneinrichtung, sondern daran, dass die Insekten, indem sie in den Blüten dem Nektar nachgehen, zugleich den Pollen abstreifen.

Stellt man die protandrischen Pflanzen unter ein Netz, so dass sie vor Insektenbesuch geschützt sind, so lehrt die Erfahrung, dass sehr viele im stande sind sich selbst zu befruchten und dass tatsächlich nur bei viel weniger Pflanzen als man glaubt, die Dichogamie eine wirkliche Verhinderung der Selbstbestäubung ist.

Dasselbe gilt für die protogynischen Pflanzen. Die meisten, wo nicht alle Pflanzen, deren Narben zuerst zur Ent-

wickelung kommen, besitzen die Fähigkeit sie lange genug frisch zu erhalten um die Selbstbefruchtung zu ermöglichen.

Auf diese Tatsache hat auch Engler in seiner Abhandlung über die Araceen hingewiesen.

Alle insektenblütigen protogynischen Pflanzen unserer Flora aus den Genera: *Potentilla, Rosa, Rubus, Mespilus, Spiraea, Fragaria, Geum, Sorbus, Pirus, Crataegus, Amygdalus, Prunus, Veronica, Scrophularia, Paris, Majanthemum, Ornithogalum* u. a. sind von Insektenmithülfe bei der Befruchtung ganz unabhängig.

Es leuchtet ein, dass unter diesen Verhältnissen die **Dichogamie** keine nützliche Sexualeinrichtung genannt werden kann. Die ungleichzeitige Geschlechtsreife der männlichen und der weiblichen Sexualorgane ist für die meisten dieser Pflanzen etwas ganz Gleichgültiges, für die ausgeprägt protandrischen Pflanzen und vielleicht (?) auch für einige wenige ausgeprägt protogynische ist sie entschieden eine schädliche Eigenschaft zu nennen, indem sie die Pflanzen bei der Befruchtung ganz von Insektenbesuch abhängig macht.

Nutzlose oder unzweckmässige Einrichtungen lassen sich auch unter den Dichogamen leicht nachweisen. In der Gattung *Astrantia* z. B. findet man bekanntlich von der Peripherie der Dolden bis zum Centrum fortschreitend, erstens 1 oder 2 Reihen männlicher, dann 1 oder 2 Reihen hermaphroditischer Blüten und endlich nach der Mitte zu wiederum männliche Blüten. Die Randblüten blühen zuerst, später öffnen sich die Antheren der zwitterigen und danach deren Narben. Zur Zeit, wenn die Narben sich entfaltet haben, sind die Randblüten schon ausgeblüht, sie sind also ohne Nutzen.

Bei *Oenanthe fistulosa* und *Sanicula europaea* findet man dieselben Verhältnisse.

Bei einigen andro-monöcischen Umbelliferen ist die Protandrie in der Weise ausgeprägt, dass die Staubblätter

schon ausgeblühet haben und oft schon abgefallen sind, bevor sich die Griffel aufrichten und die Narben zur Empfängnisfähigkeit kommen.

Die Randblüten der Döldchen blühen zuerst und öffnen ihre Staubbeutel zur Zeit, wo Narben noch nicht entwickelt sind. Diese Staubgefässe blühen deshalb vergeblich und sind für die Pflanze nutzlos.

Die **Herkogamie** aber ist entschieden eine viel schädlichere Einrichtung, insofern viel weniger herkogame als dichogame zur Selbstbefruchtung im stande sind und also die Abhängigkeit von Insekten bei diesen eine viel allgemeinere ist.

Der Insektenbesuch selbst hängt wieder mit der Absonderung einer genügenden Quantität Nektar aus den zuckerführenden Geweben nach aussen zusammen, und diese Absonderung ist wiederum von den Bedingungen, worunter die Pflanze lebt, abhängig.

Dass die Herkogamen aus unabhängig von allem Insektenbesuch sich selbstbefruchtenden Pflanzen hervorgegangen sein müssen ist, meiner Ansicht nach, ganz klar; wir haben uns vorzustellen, dass die gegenseitige Lage der Sexualorgane in der Blüte durch eine Variation in der Weise abänderte, dass der Pollen nicht mehr auf die Narbe ausgestreuet wird.

Darwin glaubte, dass bei den Orchideen die Herkogamie eine ursprünglich an allen Arten gemeinsame, unter der Wirkung der natürlichen Auslese hervorgerufene Eigenschaft war. Er fand aber eine nicht geringe Anzahl Arten, die nicht weniger als andere Arten in den allerkleinsten Einzelheiten des Baues offenbar darauf hinwiesen, dass sie zum Anlocken von Insekten eingerichtet sind, welche jedoch mehr oder weniger regelmässig sich selbst befruchten.

Alle diese Blumen — sagt er — die sich selbst befruchten, sind in der Weise eingerichtet, dass man nicht daran

zweifeln kann, dass sie der Tätigkeit besuchender Insekten zur Versicherung der Kreuzbefruchtung angepasst seien, mag denn auch diese Einrichtung nicht oder nur selten funktionieren. Darum glaubt er, dass wir annehmen dürfen, dass sie alle ihren Ursprung aus Arten oder Varietäten genommen haben, die vorher der Insektenhülfe bedürftig waren und dies desto eher, weil verschiedene Gattungen, zu welchen die sich selbstbefruchtenden Arten gehören, andere Arten besitzen, welche zur Selbstbefruchtung nicht im stande sind.

Es muss eine Ursache dagewesen sein, wodurch die Pflanzen, die vorher auf Kreuzbefruchtung angewiesen waren und dazu eingerichtet sind, später zur Selbstbefruchtung übergegangen sind. Darwin sucht die Ursache im Ausbleiben des Insektenbesuchs, wodurch ihre Fruchtbarkeit so verminderte, dass sie mit gänzlichem Aussterben bedroht wurden. Unter diesen Umständen ist es wahrscheinlich zu achten — so glaubt er — dass sie allmählich in dem Sinne abgeändert worden sind, dass sie mehr oder weniger selbstfertil wurden.

Die dieser Vorstellung zu-grunde-liegende Voraussetzung, dass eine Pflanze, die vorher für die nachteiligen Folgen der Selbstbefruchtung empfindlich war und demzufolge unter der Wirkung der natürlichen Zuchtwahl in dem langen Lauf der Jahrhunderte zur Versicherung der Kreuzung viele zweckmässigen Anpassungen: Nektarabsonderung, Farbe, Wohlgeruch, Form, Saftdecke, Saftmale u. s. w. bekommen hat, später durch eine oder die andere oekologische Ursache gezwungen, diese Empfindlichkeit von sich abschütteln kann, wird auch noch heute von vielen Blütenbiologen, besonders zur Erklärung des Blütenschlusses, verteidigt. Man glaubt dann annehmen zu dürfen, dass es für eine Pflanze vorteilhafter sein kann selbstbefruchtete Samen hervorzubringen als gar keine oder nur sehr spärliche, und dass dies allmählig

wieder die Pflanze dazu geführt habe, zur Selbstbefruchtung zuruckzugreifen. Wie fremd hier mit dem Kampfe ums Dasein umgesprungen wird, will ich dahingestellt sein lassen. Nur will ich bemerken, dass Empfindlichkeit für Selbstbefruchtung keine Eigenschaft Gametenreiner Pflanzen ist und dass die Bastarde, die aus einer Kreuzung einen Vorteil haben, ihre „Empfindlichkeit" für Selbstbefruchtung der Unreinheit ihrer Zellkerne zu danken haben, die nicht abgeschüttelt werden kann. Ein „Zurückgreifen" zur Selbstbefruchtung ist also nicht annehmbar.

Dass die Herkogamie der Orchideen ihre schädliche Seite hat, wurde von Darwin nicht bezweifelt. Er weist auf die enormen Lücken in dem phylogenetischen Zusammenhang der Gattungen, zumal zwischen *Cypripedium* und anderen Genera hin und bemerkt, dass „an enormous amount of extinction must have swept away a multitude of intermediate forms" (p. 226).

Er erwähnt auch, dass nach Fritz Müller in den Urwäldern Brasiliens von den meisten Arten der *Epidendreae* und von denen, welche der Gattung *Vanilla* angehören, die Blüten nicht befruchtet werden und dass auch sehr viele andere Orchideen in Australien, Südafrika und Europa ebenfalls keine Samen produzieren oder nur sehr spärliche, und glaubt, dass viele Hunderte von Arten in der ganzen Welt dadurch ausgestorben seien. „It manifestly depends on the flowers being constructed with such elaborate care for cross-fertilisation, that they cannot yield seeds without the aid of insects". Er kommt also zum Schluss, dass die grosse Abhängigkeit vom Insektenbesuch die Orchideen hat aussterben lassen, und dass die Anpassung die direkte Ursache der Abhängigkeit war.

Die Selektionslehre kann sich von der ganz auffälligen Tatsache, dass die vielen wundervollen und allem An-

schein nach äusserst zweckmässigen Anpassungen in der Blüte, einerseits die Orchideen zu den am besten der Kreuzbefruchtung versicherten Pflanzen machten, andererseits aber so äusserst schädlich waren, dass sie die Ursache des Aussterbens sehr vieler Arten geworden sind, indem sie dieselben ganz von Insektenbesuch und sehr oft — wie Darwin glaubte — von ganz bestimmten Insekten abhängig machten, keine Rechenschaft geben.

Die Zeit ist ganz gewiss noch nicht da, dass die Mutationstheorie von dem wundervollen Bau der Orchideenblüte und der ganz entschiedenen Zweckmässigkeit vieler darin nachgewiesenen Einrichtungen die Erklärung geben kann. Selbst kann man, meiner Ansicht nach, noch unmöglich sich eine Vorstellung davon machen, dass sie sich einmal bloss durch die Mutation wird erklären lassen. Mir will es vorkommen, dass die Selektion dabei eine Rolle gespielt haben muss und dass dieselbe noch fortwährend von den Insekten zur Erhaltung der verschiedenen Eigenschaften ausgeübt wird. Die Mutationstheorie kann aber auf viel vollständigere Weise als die Selektionslehre die aus Autogamie hervorgegangene Herkogamie erklären und eine Antwort geben auf die Frage, die uns hier besonders beschäftigt, ob die Herkogamie eine nützliche oder eine schädliche Eigenschaft sei.

Darwin glaubte, dass auch in solchen Fällen, in denen eine Pflanze wie *Dendrobium speciosum*, die auf je tausend Blüten nur eine einzelne Frucht ansetzt oder eine *Vanilla*, die sich mit sehr zahlreichen Blüten über die Waldbäume ausbreitet, nicht mehr als zwei Kapseln hervorbringt, diesem Nachteil gegenüber doch der grosse Vorteil steht, dass die wenigen produzierten Samen durch Kreuzbefruchtung entstanden sind „and this as we now positively know is an immense advantage to most plants". Wir aber sehen den Vorteil der Kreuzung nicht mehr; für uns bleibt nur die Schäd-

lichkeit der Einrichtung. Für andere Pflanzen war selbstverständlich die Schädlichkeit des Überganges von der Autogamie zur Herkogamie nicht so gross wie für die Orchideen, indem sie in den meisten Fällen von Insektenbesuch versichert sind. Dass dieselbe für die Orchideen so äusserst schädlich war, ist dem Umstande zuzuschreiben, dass viele Arten aus den zuckerführenden Geweben der Blüte keinen Nektar nach aussen absonderen.

Das Aussterben so vieler Arten kann die Mutationstheorie also erklären; sie macht es auch verständlich, dass viele anderen Arten sich nur dadurch haben behaupten können, dass sie durch reichliche Nektarabsonderung von Insektenbesuch versichert waren oder sich, unabhängig von der geschlechtlichen Fortpflanzung, durch Ausläufer, Rhizome und Knollen erhalten können.

Macht man sich von der vorausgesetzten Meinung los, dass die Dichogamie eine als nützliche Anpassung zur Versicherung der Kreuzbefruchtung erworbene Eigenschaft sei und überlegt man auf welche Weise sie sich erklären lässt, z. B. bei einer so formenreichen protandrischen Familie als die der *Umbelliferen*, dann lehrt uns die vergleichende Untersuchung einer grösstmöglichen Anzahl Arten, dass wir in dieser Familie einige Arten antreffen, bei denen die Protandrie in der Weise ausgeprägt ist, dass die Narben erst zum Vorschein kommen und zur Konzeptionsfähigkeit gelangen, wenn die Staubbeutel schon entleert und die Staubgefässe abgefallen sind, und dass diese durch alle Zwischenstufen mit solchen Formen verbunden sind, welche von homogamen sich nicht mehr unterscheiden lassen und regelmässig sich selbst bestäuben.

Man lernt dann bald die **Protandrie** als eine sehr normale Erscheinung kennen, als die Folge der centripetalen Anlegung der Blütenwirtel in der Folge: Kelch, Krone,

Staubgefässe, Fruchtknoten und mit der Tatsache zu vergleichen, dass der Kelch sich früher entfaltet als die Krone und die Krone früher als die Staubgefässe. Die **Homogamie** erkennt man dann als eine **Protandrie** mit schnell auf einander folgender Entwickelung der Geschlechtsorgane.

Ganz gewiss bedürfen die meisten Fälle von Protandrie in der Familie der *Umbelliferen* keine weitere Erklärung. Nur kann Zweifel bestehen über die Frage, ob bei denjenigen Arten, wo die Staubgefässe schon ausgeblüht haben, bevor die Griffel sich aufgerichtet und die Narben zur Entwickelung gekommen sind, die Protandrie vielleicht nicht als eine mehr oder weniger von der allgemeinen Regel abweichende Erscheinung aufzufassen sei.

Wir erhalten auf diese letztere Frage die Antwort aus der Entwickelungsgeschichte der Umbelliferenblüte, die schon 1870 von Sieler [1]) klar gelegt wurde, dessen Untersuchungen später von Schumann [2]) bestätigt worden sind.

Sieler fand, dass bei einer Anzahl Umbelliferen, in der Anlegung der Blütenwirtel diese Abweichung beobachtet wird, dass die Staubgefässe, noch vor den Blumenblättern und viel früher als die Kelchblätter erscheinen, welche letzteren auch bisweilen ganz zurück bleiben. Die beiden Fruchtblätter entstehen erst zuletzt.

Diese Abweichung in der Anlegung erklärt vollkommen die ausgeprägte Protandrie, welche bei diesen Arten angetroffen wird. Zwischen der Anlegung der Staubgefässe und Fruchtblättern verläuft also eine ziemlich lange Zeit; dies zeigt sich nach der Entfaltung der Blüte in der Blütezeit der Staubgefässe und des Fruchtknotens.

Die eigentümliche Abweichung in der Anlegung der

1) Sieler. Bot. Zeit 1870, No. 23, 24.

2) Schumann. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss 1890, p. 370.

Blütenwirtel auf dem Blütenboden dieser Umbelliferen giebt uns auch die Erklärung der auffallenden Erscheinung, worauf schon vor 20 Jahren Beyerinck [1]) die Aufmerksamkeit gelenkt hat, dass bei *Daucus carota*, und auch noch bei einigen anderen Arten, die Blumenblätter noch wachsen, wenn die Staubgefässe schon abgefallen sind. Jetzt, da wir wissen, dass die Kronenblätter später als die Staubgefässe über der Fläche der Blütenaxe hervortreten, liegt die Erklärung auf der Hand. [2])

Wenn wir auf obgenanntem Grunde annehmen dürfen, dass die Protandrie als eine normale Erscheinung aufzufassen sei und dass jede regelmässig gebaute Blüte, der Anlage nach, eine protandrische sei, und wir sehen, dass eine Abweichung von den normalen Verhältnissen bei einigen Umbelliferen sich auf eine Abweichung in der Entwickelung zurückführen lässt, so drängt sich die Frage auf, ob auch nicht die Protogynie in einer Abweichung von der normalen Folge der Anlage der Blütenwirtel auf dem Blütenboden ihre Erklärung finden muss.

Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt sich am besten bei den zahlreichen protogynischen Arten in der Familie der Rosaceen. Es ist eine bekannte Tatsache, dass die Apfel- und Birnblüten lange frisch bleiben und dass die Staubbeutel erst aufspringen, wenn die Narben schon 2—3 Tage empfängnisfähig sind. Sie können also ausgeprägte protogynische Blüten genannt werden.

Aus Hofmeister's ausführlichen Betrachtungen über

---

1) Beyerinck, Gynodiöcie bei Daucus Carota L. Nederl. Kruidk. Arch. Tweede Serie, 1e Deel, 1885, p. 345.

2) Auch bei *Primula officinalis*, *Pr. elatior* und anderen *Primula*-*Arten* ist dies eine bekannte Erscheinung. Auch bei *Myosotis versicolor* und einigen Rhinanthaceen ist es wahrgenommen worden.

Erst nachdem die Befruchtung stattgefunden hat, bekommt die Krone ihre vollständige Ausbildung und Farbe.

die Entwickelungsgeschichte der Rosaceen-Blüte [1]) geht nun hervor, dass bei allen Rosaceen mit zahlreichen Staubgefässen die Fruchtblätter früher angelegt werden als die Staubgefässe und schon auftreten zur Zeit, wo die Staubgefässe noch nicht über die Fläche der Blütenaxe hervorgetreten sind. Die untersten Wirtel von Karpellen treten lange vor den innersten Staubblattwirteln auf. Die ersten Staubblätter treten über die Fläche des Blütenbodens hervor, ungefähr mit dem Beginn der auf Dickenwachstum beruhenden Umgestaltung eines Gürtels der Achse zur Becherform; die anderen — die grosse Menge der Staubgefässe — treten dann erst später auf der Wand des Bechers hervor.

Die Protogynie der Apfel- und Birnblüte, von *Pirus aucuparia*, *Pirus domestica*, *Geum urbanum*, *Geum rivale* und so vielen anderen Rosifloren findet also ihre Erklärung in der Entwickelungsgeschichte der Blüte.

Bei den *Papilionaceae* eilt die Bildung des einzigen Karpells derjenigen eines Teils der Kelch- und Kronenblätter, sowie sämmtlicher Staubblätter voraus. Das Karpell — so sagt Hofmeister, pag. 466 — erhebt sich aus (oder genauer, neben) dem Scheitel der Blütenachse schon nach Anlegung der drei vorderen Kelchblätter, noch vor derjenigen der beiden vorderen Petala, und erreicht eine, alle anderen Blattgebilde der Blüte weit überragende Länge, lange bevor sämmtliche Stamina angelegt sind. Die Protogynie dieser *Papilionaceae* lässt sich dadurch erklären. Frank aber glaubt und Schumann [2]) teilt dessen Meinung, dass regelmässig das Karpell später ent-

1) **Hofmeister. Allgemeine Morphologie, p. 466, 475.**
Man vergleiche auch Goebel, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane 1883, p. 304 u. 309.

2) **Schumann. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluss, 1890, pag. 459.**

steht als das erste Staubgefäss. Schumann teilt noch mit, dass eine solche Abweichung des Gesetzes der acropetalen Folge bereits in so vielen Fällen nachgewiesen worden ist, dass sie nichts Abnormes mehr hat.

Geranium molle wird in den blütenbiologischen Werken eine protandrische Pflanze genannt. Ganz richtig aber ist dies keinesweges. Ihr Bestäubungsmechanismus ist aber besonders interesant und zeigt mancherlei Abweichung.

Wenn die Blüte sich öffnet, liegen die 5 Narbenäste noch aneinander, die papillöse Seite also noch verdeckt; die Antheren sind geschlossen und nach aussen gebogen. Nun beginnen die inneren, episepalen Staubgefässe, eines nach dem anderen, sich einwärts zu biegen, ihre Antheren legen sich auf die Spitzen der Narbenäste und springen auf. Noch ehe alle 5 sich geöffnet haben, beginnen die Narbenäste sich auseinander zu breiten, so dass die fünf bis dahin auf ihren Spitzen liegenden Staubgefässe nun in den Winkeln zwischen den Narbenästen zu liegen kommen. Indem jetzt die letzten Antheren des inneren Wirtels aufspringen, werden die Narben mit dem eigenen Pollen bestäubt. War also die Blüte anfangs protandrisch, jetzt ist sie homogam. Während die Narbenäste sich nun mehr und mehr auseinander breiten, biegen sich auch die noch geschlossenen äusseren Staubgefässe in die Mitte und öffnen ihre Antheren. In Bezug auf diese letzteren Staubgefässe ist also die Blüte protogynisch. Während des Blühens durchläuft also die Blüte die verschiedensten Stadien.

Sie fängt an protandrisch zu sein, wird dann homogam und ist schliesslich protogynisch.

Alle diese Abweichungen lassen sich durch die Entwickelungsgeschichte erklären.

Hofmeister zeigte, dass bei den Geraniaceen, Oxalideen, Zygophylleen nach der Anlegung des inneren mit den Kronenblättern alternierenden 5-gliedrigen Staubblattwirtels,

ein 5-gliedriger Blattkreis zwischen diesen und die Kronenblätter eingeschaltet wird, deren Glieder sich bei *Geranium* zu den epipetalen Staubblättern ausbilden. Es werden also erst die Kelchblätter, Kronenblätter, episepalen Staubgefässe und Fruchtblätter angelegt und dann die epipetalen Staubgefässe zwischen den Kronenblättern und episepalen Staubgefässen. [1])

Dass also die inneren Staubgefässe zuerst aufblühen und die Narben vor dem Aufspringen der äusseren Antheren zur Reife kommen, lässt sich aus der Entwickelungsgeschichte erklären.

Von noch einer Anzahl anderer Besonderheiten, die beim Blühen als Abweichungen erscheinen, kann man die Erklärung in der Entwickelungsgeschichte finden so z. B. von der eigentümlichen Folge im Öffnen der Antheren bei *Begonia*, bei *Tropaeolum*, bei den *Malvaceen* u. s. w. Ich will hier nur noch auf die ganz merkwürdige Protandrie bei *Tropaeolum majus* hinweisen, in deren Blüte die Narben mehr als 8 Tage nachdem die erste Anthere sich öffnet, zur Entwickelung kommen. Diese Eigentümlichkeit ist von Sprengel in folgenden Worten beschrieben worden:

Wenn die Blume sich öffnet sind die Filamente „insgesammt abwärts gebogen, die Antheren haben sich noch „nicht geöffnet, der Griffel ist noch sehr kurz, und das „Stigma hat sich noch nicht von einander gebreitet. Hierauf fängt das 7. Filament an sich aufzurichten und grade „zu strecken, seine Anthere öffnet sich, erhält eine kugelförmige Gestalt, und ist überall voller Staub. Am folgenden Tag geht mit dem 2. Staubgefäss eben diese Veränderung vor. Das 7. aber, welches nun ausgedient hat, „und dessen Anthere klein und unansehnlich ist, biegt „sich wieder abwärts. Dieses wird so fortgesetzt, dass die

1) **Man vergleiche Eichler, Blütendiagramme I. Obdiplostemones p. 335. Goebel, l. c. p. 295.**

„übrigen Staubgefässe in folgender Ordnung blühen, 4, 8, „5, 3, 6, 1,' und dauert etwa eine Woche. Am achten Tag „findet man alle Staubgefässe wieder abwärts gebogen „mit verwelkten Antheren.... Was den Griffel und das „Stigma betrifft.... Nachdem alle Staubgefässe verblüht „sind, und sich abwärts gebogen haben, erreicht der Grif- „fel eben die Länge, und erhält eben diejenige Stellung, „welche vorher die Filamente hatten," u. s. w.

Aus Rohrbach's Mitteilung über den Blütenbau von *Tropaeolum* (Bot. Zeit. 1869 p. 851) geht nun hervor, dass die von Sprengel beobachtete Verstäubungsfolge mit der successiven Entstehungsfolge der Stamina auf der Blütenaxe ganz übereinstimmt, während aus seiner Figur (Tafel XII, fig. 11) ersichtlich ist, dass die Karpelle sich noch nicht aus dem Scheitel des Blütenbodens erhoben haben, wenn schon alle 8 Staubgefässe zum Vorschein getreten sind. Die ausgeprägte Protandrie lässt sich also auch hier aus der Entwickelungsgeschichte erklären.

Die zitierten Beispiele weisen darauf hin, dass man zur Erklärung der Abweichungen in der gewöhnlichen Folge des Aufblühens der Blütenwirtel, besonders auf die Entwickelungsgeschichte der Blüte zu achten hat. Soweit aus den genannten Beispielen hervorgeht, könnte man sagen, dass eine Blüte protandrisch ist, wenn ihre Staubgefässe früher angelegt worden sind als die Fruchtblätter und protogynisch, wenn das Umgekehrte der Fall ist.

Nähere Untersuchungen werden uns lehren müssen, ob dies als eine allgemein gültige Regel angenommen werden darf.

Wir finden aber darin eine Bestätigung von dem, was schon oben bemerkt worden ist, dass die Dichogamie nicht als Anpassung zum Zweck der Kreuzbefruchtung entstanden sein kann. Die Protandrie ist ohne Zweifel ein Merkmal, das zu der Organisation der Blüte gehört, eine

Eigenschaft, welche mit Anpassungen an bestimmte, äussere Bedingungen, unter denen die Pflanze lebt, direkt nichts zu tun hat, und die Protogynie ist meiner Ansicht nach, eben so wenig als die Protandrie als ein Anpassungsmerkmal aufzufassen. Sie lässt sich mit dem unterständigen Fruchtknoten der Umbelliferen, der spiraligen Anordnung der Staubgefässe und Fruchtblätter der Ranunculaceen u. s. w. vergleichen, alles Organisations-merkmale, welche bei Veränderung der Lebensbedingungen keine Abänderung erfahren und erblich fest gehalten werden.

ZUSAMMENFASSUNG.

Im Vorangehenden habe ich versucht klar zu legen, dass nur bei bastardierten Pflanzen die Nachkommen aus einer gegenseitigen Kreuzung den Nachkommen aus Selbstbefruchtung überlegen sind, indem die Bastarde deren konstitutionelle Kraft und Fruchtbarkeit durch die Bastardierung herabgesetzt worden sind, ihre ursprünglichen Eigenschaften durch eine Kreuzung mit einem etwas anders gearteten Nachkömmling derselben Kreuzung oder mit einem der Stammeltern teilweise zurückbekommen können.

Reine Pflanzen so wie die Kleistogamen und diejenigen, welche regelmässig sich selbst befruchten vor der Entfaltung der Blüte, ziehen aus einer Kreuzung keinen Vorteil und bedürfen die Kreuzung nicht für die Forterhaltung ihrer Eigenschaften.

Wenn man bis jetzt geglaubt hat, dass die Diklinie, Dichogamie und Herkogamie nur als nützliche Anpassungen an die besuchenden Insekten zur Versicherung der Kreuzbefruchtung gedeutet werden könnten, habe ich versucht darzutun, dass diese Voraussetzung mit den Beobachtungstatsachen im Widerspruch steht, dass die Diklinie und die Herkogamie aller Wahrscheinlichkeit nach durch Sprungvariation hervorgerufen sind und dass Protandrie und Dichogamie nicht als Anpassungs- sondern als Organisationsmerkmale aufzufassen sind. Weiter habe ich noch versucht klar zu legen, dass aus Bonnier's und meinen eigenen Versuchen die grosse Wahrscheinlichkeit hervorgeht, dass auch die Nektarien zu den Organisationsmerkmalen der Blüte zu rechnen sind und dass die Nektarabsonderung wahrscheinlich schon lange eine kon-

stante Eigenschaft der Pflanze war, bevor von einer Anpassung an Insekten die Rede sein konnte.

Die Vor- und die Nachteile des Insektenbesuches, der Einfluss den die Insekten auf die Erhaltung der im Lauf der Jahre entstandenen Blüteneinrichtungen und auf ihre weitere Entwickelung ausgeübt haben und vielleicht noch immer ausüben, ihr Einfluss auf die Bastardierung und den damit in Verbindung stehenden Formenreichtum einerseits und das Aussterben der Arten andererseits, die Frage über die Ursache der Selbststerilität, über die Entstehung der Heterostylie, Zygomorphie, Verwachsungen, über die Entstehung vergrösserter und anders gestalteter und gefärbter Randblüten, über die Bedeutung der Saftmale und eine Anzahl anderer Fragen werden mit besserer Aussicht auf Erfolg in Untersuchung genommen werden können.

Leiden, April 1907.